

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Zoología y Antropología Física



TESIS DOCTORAL

Comportamiento reproductivo de la avutarda común

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

Marina Magaña Ramos

DIRECTOR:

Juan Carlos Alonso López

Madrid, 2015



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE



5325630017

T 598.321

MAG

COM



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
Facultad de Biología
Departamento de Zoología y Antropología Física

Comportamiento reproductivo de la Avutarda Común

Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Biología
por

Marina Magaña Ramos

dirigida por el Dr. Juan Carlos Alonso López, Profesor de Investigación
del Consejo Superior de Investigaciones Científicas



Museo Nacional de Ciencias Naturales
CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

b

635707094

Fdo.: Dr. Juan Carlos Alonso López

Fdo.: Marina Magaña Ramos

Madrid, febrero de 2007

Fotografía portada: © Jorge Sierra

Índice

Agradecimientos	1
Introducción general	3
Área de estudio y metodología general	7

1. Dimorfismo sexual en tamaño

Introducción	15
Métodos	17
Resultados	20
Variación estacional en la biometría de machos y hembras	20
Variación individual	22
Patrones morfométricos en machos y hembras	22
Dimorfismo sexual	22
Diferencias en el aumento proporcional (<i>scaling</i>) y alometría de los distintos caracteres morfométricos	24
Discusión	26
Bibliografía	31

2. El lek disperso en la avutarda: proceso de 'explosión' y estructura espacial del lek

Introducción	35
Métodos	39
Resultados	44
Fenología de ocupación del lek	44
Fidelidad interanual al lek	47
Áreas de campeo de machos y hembras en los meses anteriores a las cópulas	49
Variación estacional del grado de agregación de machos y hembras en la zona de lek	57

Dispersión respecto al centro del lek	61
Las zonas de exhibición de los machos	64
Tamaño de las zonas, fidelidad interanual a las mismas y solapamiento entre los machos del lek	64
Recursos y hembras en las zonas de exhibición	67
Variabilidad interindividual y correlaciones entre parámetros de las zonas de exhibición	70
Tasa de agresiones entre machos del lek	74
Cuenca visual desde el lugar de exhibición de los machos	74
Cantidades de hembras y machos en las cercanías de los lugares de exhibición	74
Diferencias entre áreas de campeo de machos y hembras durante la fase de cópulas	75
Fidelidad al nido en hembras	77
Discusión	79
Bibliografía	89

3. Expresión de los caracteres sexuales secundarios en machos adultos: relaciones con edad, tamaño corporal y comportamiento reproductivo

Introducción	93
Métodos	95
Resultados	98
Variación interindividual	98
Relación entre tamaño y caracteres sexuales secundarios	98
Relación entre edad y caracteres sexuales secundarios	101
Crecimiento biométrico con la edad en adultos	102
Influencia conjunta de peso y edad sobre los caracteres sexuales secundarios en adultos	105
Variaciones interanuales en los caracteres sexuales secundarios en un mismo individuo, y su relación con el comportamiento reproductivo	106
Discusión	109
Bibliografía	114

4. Establecimiento de jerarquía entre los machos del lek durante el periodo prerreproductivo: influencia del rango sobre el éxito de cópula

Introducción	117
Métodos	119
Resultados	121
Variación estacional de tasa de agresiones y tipos de rueda	121
Relación entre frecuencia de interacciones agresivas, Fenotipo y éxito reproductivo	123
Variación de las tasas de agresiones dadas y recibidas con la edad	124
Discusión	125
Bibliografía	127

5. Éxito reproductivo en los machos: influencia de edad, tamaño y condición física, y correlaciones con caracteres sexuales secundarios

Introducción	131
Métodos	134
Resultados	138
Frecuencia y fenología de cópulas	138
Diferencias interindividuales en el éxito de cópula en los machos	140
Relaciones entre biometría, edad, comportamiento reproductivo y éxito de cópula	140
Influencia de la edad sobre el éxito reproductivo	142
Influencia de peso y tamaño sobre el éxito reproductivo	145
Fenología de exhibición y éxito de cópula	146
Patrón diario del comportamiento de exhibición sexual	147
Análisis conjunto de índice de condición corporal y edad	148
Relación entre caracteres sexuales secundarios, comportamiento reproductivo y éxito de cópula	151
Éxito reproductivo relativo de los machos de un mismo lek	152
Discusión	153
Bibliografía	159

6. Interacciones agresivas entre machos en fase de cópula

Introducción	163
Métodos	164
Resultados	164
Discusión	166
Bibliografía	168

7. Comportamiento reproductivo en hembras

Introducción	169
Métodos	170
Resultados	173
Edad de primera nidificación	173
Relación entre el lek y el lugar de establecimiento del nido	173
Relación entre el lugar de nidificación y la zona visitada durante edad inmadura en época de cría	176
Fenología de nidificación: relación con la fecha de cópula y con la edad de la hembra	176
Puestas de reposición	179
Variación interanual del éxito de cría	180
Variación del éxito de cría con la edad de la hembra	181
Discusión	183
Bibliografía	189

8. Selección del área de nidificación

Introducción	193
Métodos	196
Resultados	204
Descripción básica de las parcelas de nidificación	204
Efectos simples del uso agrícola del terreno, las características geográficas, las infraestructuras y la presencia de avutardas en la selección del lugar de nidificación	205

Efectos combinados de las características geográficas, el uso agrícola del terreno y las infraestructuras en la selección del lugar de nidificación	208
Discusión	210
Bibliografía	216
 Resumen y conclusiones	 221
 Apéndices	 229
Apéndice 1: Mapas mostrando la distribución de hembras y machos durante la fase de apareamiento (mes de abril) en los 3 leks estudiados más intensivamente	231
Apéndice 2: Ciclo agrícola anual	275
Apéndice 3: Distancia al nido en función de los días transcurridos desde la eclosión	277

Agradecimientos

Desde muy pequeña he tenido claro qué quería ser de mayor, y toda mi vida ha estado encaminada para conseguir este fin: quería ser bióloga. Pero no sólo eso, sino que siempre desde que puedo recordar he sabido que quería ser doctora en zoología, mi familia y mi novio saben muy bien de lo que hablo. No son pocas las dificultades que he tenido que solventar para poder llegar hasta aquí, por eso quiero agradecer a todos aquellos que me han apoyado y me han facilitado el camino.

En primer lugar quiero agradecer al director de esta tesis, Juan Carlos Alonso, su ayuda y orientación, el entusiasmo y la dedicación que ha empleado, y especialmente la comprensión y el apoyo que me ha prestado en ciertos momentos que no fueron fáciles.

Trabajar con una especie como la Avutarda requiere un trabajo de equipo, por lo que son numerosas las personas que han participado en este estudio. Especialmente quiero nombrar a Javier Alonso, sin cuya colaboración no hubiese sido posible la captura, marcaje y localización aérea de los individuos que forman parte de este estudio, y también a todas aquellas personas que forman o han formado parte durante algún tiempo del equipo, Carlos Palacín, Carlos Martín, Beatriz Martín y Simon Lane. En general a todas aquellas personas cuya colaboración, de una u otra forma han facilitado la realización de esta tesis. Mi agradecimiento también a Luís Miguel Bautista por su colaboración siempre inmediata y entusiasta, tanto en temas de estadística, como en todo aquello en lo que he requerido su ayuda.

Finalmente, aunque más importante, quiero agradecer a mis padres Enrique y Esperanza su ayuda y apoyo incondicional, facilitándome siempre el día a día y consiguiendo que todo resulte más fácil y agradable. A mi novio Alfonso, que siempre está a mi lado, y hasta en los momentos de agotamiento, en los que se ve todo negro, ha conseguido hacerme reír y ver el lado positivo de las cosas. A ellos tres especialmente quiero dedicar esta tesis, porque quizás sin saberlo, forman una parte importante de ella.

La realización de esta tesis ha sido posible gracias a la financiación de la Consejería de Educación y Cultura de la Comunidad de Madrid, que desde 1998 a 2002 me concedió una beca predoctoral, enmarcada en el convenio CAM-CSIC-Museo Nacional de Ciencias Naturales. A la Dirección General de Investigación Científica y Técnica por la concesión de los proyectos PB97-1252 y BOS2002-01543. Y al proyecto HENARSA-CSIC "Plan de seguimiento definido en el proyecto de medidas preventivas correctoras y compensatorias de la afección de la M-50 y de la autopista de peaje R-2 a la población de Avutardas y otras aves esteparias de la IBA *Talamanca-Camarma* y al LIC *Cuenca de los ríos Jarama y Henares*".

Por último, gracias a los pilotos y mandos del 42 Grupo del Ejército del Aire por su colaboración en la localización aérea de los individuos marcados, y a las Direcciones Generales del Medio Natural de las Comunidades de Madrid, Castilla y León, Toledo, Guadalajara, Albacete, Aragón, Navarra y Andalucía por la concesión de los permisos de captura y marcaje.

Introducción

La Avutarda Común presenta una serie de características morfológicas y de comportamiento que hacen de ella un objeto de estudio sumamente interesante. En primer lugar, es una de las especies de mayor tamaño de la avifauna europea, en la que los machos están sometidos a una fuerte selección sexual, tanto a través de la competencia intrasexual, como mediante mecanismos de elección de pareja por las hembras, lo que sin duda ha favorecido su extremado dimorfismo sexual en peso. En segundo lugar, su sistema reproductivo, clasificado como de tipo *lek* en revisiones ornitológicas y sobre sistemas de apareamiento, aunque recientemente se han planteado dudas sobre cuál de las diversas variantes de dicho modelo representa mejor su comportamiento reproductivo. Por último, los machos desarrollan a finales del invierno y en primavera algunas estructuras o rasgos de su plumaje que son exhibidos tanto durante la fase de establecimiento de jerarquías al final del invierno, como durante el cortejo de las hembras previo a la cópula. Entre dichos rasgos destacan las *barbas* y el llamativo *diseño del cuello o gola*. La expresión de estos caracteres sexuales secundarios podría estar relacionada con el peso, el tamaño o la edad del macho, cumpliendo una función indicadora de la capacidad competitiva frente a otros machos.

Desde la publicación, a mediados del siglo pasado, de la primera monografía sobre Avutarda Común (Gewalt 1959), se han descrito en distintos trabajos algunos de los aspectos de su biología mencionados en el párrafo anterior. Haremos mención a los mismos en los diferentes capítulos de esta tesis. En concreto, la población ibérica de esta especie, la más numerosa del mundo, ha sido objeto de diversos estudios en profundidad, destacando los resultantes de un amplio proyecto de investigación basado en el seguimiento de individuos marcados iniciado hace 20 años por el equipo del Museo Nacional de Ciencias Naturales, trabajos a los que también aludiremos en los distintos capítulos de esta tesis (para más detalles, ver Alonso et al. 2002, 2004, www.proyectoavutarda.org). Sí queremos mencionar aquí las cinco tesis doctorales defendidas hasta la fecha (Hidalgo 1989, Martínez 1989, Martín 1997, Morales 1999, Martín 2001), las tres últimas realizadas en el seno del citado equipo. Las dos primeras describen, basándose en censos y muestreos de actividad y de hábitat, varios aspectos sobre la biología y dinámica poblacional de la especie, respectivamente en la zona cacereña de Sierra de Fuentes y en la zamorana de Villafáfila. Las otras tres abordan, ya con una aproximación individual, gracias al empleo de ejemplares marcados, el comportamiento materno-filial y el proceso de emancipación juvenil, la ecología reproductiva y los movimientos estacionales, y la dispersión juvenil y estructura genética, las dos primeras en Villafáfila, la tercera en Madrid. En la segunda de estas últimas tesis se acometió por primera vez el estudio de algunos aspectos del comportamiento reproductivo de la especie basado en individuos marcados. Sin embargo, el restringido tamaño de muestra utilizado en dicho estudio limitó el alcance de las conclusiones sobre las relaciones entre caracteres individuales –principalmente edad y biometría- y estrategia reproductiva. Es precisamente este último aspecto el que,

junto a otros no estudiados con anterioridad, se ha desarrollado con más amplitud en la presente tesis doctoral, gracias a la amplia muestra de individuos marcados disponible.

La presente memoria de tesis doctoral consta de 8 capítulos, en los que se pretende ampliar el conocimiento actual sobre estos y otros aspectos del comportamiento reproductivo de la Avutarda Común. En el capítulo 1 presentamos los resultados sobre la biometría de machos y hembras adultas basados en una amplia muestra tomada de individuos en libertad. Los objetivos fueron, primero, obtener con precisión su grado de dimorfismo sexual en tamaño y peso, comparándolo con el de otras grandes Otíidas. En segundo lugar, exploramos cuál de los dos grandes mecanismos, selección sexual o selección natural, puede haber dado lugar a dicho dimorfismo entre sexos.

En el capítulo 2 hacemos una descripción cuantitativa y detallada del sistema reproductivo de la Avutarda en la población de Madrid, mediante al análisis de datos tanto poblacionales como procedentes de una amplia muestra de individuos marcados en diversos grupos reproductivos, con el fin de describir el sistema reproductivo de la especie lo más rigurosamente posible. Detallamos las generalidades del proceso de explosión del *lek* y las relaciones entre las características individuales de cada macho y dicho proceso de explosión, para comprender mejor el significado evolutivo del mismo.

En el capítulo 3 hemos medido distintas variables biométricas, así como la longitud y el número de *barbas*, y categorizado el desarrollo del carácter *diseño del cuello* en una muestra de machos marcados a diferentes edades y seguidos a lo largo de varios años en libertad, lo que nos ha permitido contribuir al esclarecimiento de las relaciones entre edad, peso, tamaño corporal o condición física y desarrollo de caracteres sexuales en los machos de esta especie.

En el capítulo 4 se midió la tasa de interacciones agresivas de una muestra de machos marcados en dos *leks*, relacionándola con el *rango* del individuo, determinado en función del grado de expresión de sus caracteres sexuales secundarios, así como con su éxito reproductivo. También se estudia la variación con la edad de las tasas de agresiones ganadas y perdidas por cada macho. Por último, se describe la variación estacional de la tasa de agresiones y, por otro lado, la de las diferentes fases de la exhibición sexual o *rueda*, tanto en un contexto de competencia intrasexual -bandos de machos en la fase previa a la de apareamiento-, como de exhibición frente a la hembras -machos exhibiéndose en solitario durante la fase de cópulas-.

En el capítulo 5, basándonos en el seguimiento de machos marcados en libertad, pretendemos verificar si los individuos con mayor grado de expresión de los caracteres sexuales secundarios, es decir, los de edad más avanzada y peso más elevado -en relación con su tamaño corporal- son realmente seleccionados como pareja por las hembras, mostrando por tanto un valor más elevado de éxito reproductivo.

En el capítulo 6 describimos uno de los mecanismos de competencia intrasexual más frecuentes en esta especie, el comportamiento de interrupción de cópula, aportando evidencias que sugieren la existencia de sesgo en la distribución de interferencias e interrupciones de cópula, según el estatus de los machos del *lek*.

En el capítulo 7 se describen por primera vez, basándose en una amplia muestra de hembras marcadas, la fenología de la reproducción, el éxito de distintas fases del proceso de cría, y la distribución espacial de los nidos en relación al *lek* de cópula, analizándose las variaciones interanuales e interindividuales y el efecto de la edad de la hembra sobre parámetros reproductivos tales como fecha de puesta, puestas de reposición, éxito de incubación, y supervivencia de los pollos en julio y en septiembre.

Por último, en el capítulo 8 se caracterizan los lugares de nidificación de la Avutarda Común, mediante una serie de variables topográficas, descriptoras del régimen agrícola, intra-específicas y derivadas de molestias humanas. Las características del hábitat de una muestra de nidos de hembras marcadas y seguidas mediante radiotelemetría se compararon, por una parte, con el hábitat de otros lugares utilizados por las avutardas durante el ciclo anual, y por otra, con el hábitat de lugares no utilizados por las avutardas.

Bibliografía

- Alonso, J.C., C. Palacín, C.A. Martín, J.A. Alonso, M. Magaña & B. Martín. 2004. La Avutarda. *La Garcilla* 119: 6-11.
- Alonso, J.C., J.A. Alonso, C.A. Martín, C. Palacín & M. Magaña. 2002. Radioseguimiento de especies amenazadas: el caso de la Avutarda. En A. Sánchez (Ed.): Actas de las XV Jornadas Ornitológicas Españolas, SEO/BirdLife, Madrid, pp. 101-113.
- Martín, C.A. 2001. Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid. Tesis doctoral. Universidad Autónoma. Madrid
- Morales, M. B. 2000. Ecología reproductiva y movimientos estacionales en la avutarda (*Otis tarda*). Tesis doctoral. Universidad Complutense. Madrid.
- Martín, E. 1997. Dispersión juvenil y cuidado maternal en la avutarda (*Otis tarda*). Tesis doctoral. Universidad Autónoma, Madrid.
- Hidalgo de Trucios, S. 1989. Dinámica socio-espacial y comportamiento reproductor de la Avutarda (*Otis tarda*). Tesis doctoral. Universidad de Extremadura, Cáceres.
- Martínez, C. 1989. Organización social y relaciones espacio-temporales en una población de avutarda *Otis tarda*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma, Madrid.
- Gewalt, W. 1959. *Die Grosstrappe*. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag
- www.proyectoavutarda.org

Área de estudio

Aunque para el estudio biométrico se utilizaron individuos capturados en varias regiones españolas, el estudio de la reproducción se desarrolló en la Comunidad de Madrid. Esta región, localizada en la submeseta meridional de la Península Ibérica, entre las coordenadas 41° 10' y 39° 53' de latitud Norte y 4° 35' y 3° 03' de longitud Oeste, ocupa una extensión de 8022 km². Se pueden distinguir en ella dos ámbitos geográficos: por una parte, la Sierra situada al Norte y al Oeste, formando parte del Sistema Central, con Guadarrama y Somosierra como sus alineaciones principales, y por otra, una zona más o menos llana que comprende el resto de la provincia, e incluye las cuencas del Tajo y de sus afluentes Guadarrama, Jarama, Tajuña y Henares.

El clima seco y los materiales geológicos de esta última zona de llanura han condicionado un uso del suelo basado en la agricultura extensiva de secano, fundamentalmente cereal - trigo y cebada-, pero también leguminosas, viñedo y olivar, que se complementan con ganadería ovina. Estos usos del terreno han propiciado la existencia de paisajes de tipo estepario, las denominadas *estepas cerealistas*, que conforman el hábitat que actualmente ocupa la Avutarda en nuestra provincia.

El régimen de cultivo del cereal es, en general, el tradicional de año y vez, con rotación de tierras de cultivo. Este sistema da lugar a un paisaje en mosaico donde coexisten superficies cultivadas con superficies en barbecho, alternando ambas superficies con zonas de erial y matorral.

Según los datos del Instituto Nacional de Estadística de 1 de enero de 2005, la Comunidad de Madrid alberga 5.964.143 habitantes, lo que supone un 13.5% del total de habitantes del país, y su densidad es de 743.47 hab. /km². Madrid es la cuarta ciudad más poblada de Europa, superada sólo por Moscú, Londres y Berlín. El rápido crecimiento de la ciudad en estos últimos años ha producido una expansión urbanística desde el centro de la capital hacia municipios periféricos, dando lugar a una presión sobre las zonas ocupadas por las Avutardas

Las zonas donde habitan las avutardas en dicha Comunidad están localizadas al Este y al Sur de la región. Siete de los 15 leks madrileños se encuentran bastante próximos entre sí, en la IBA denominada Talamanca-Camarma, en el noreste de la provincia (Alonso et al. 2003a). Esta zona alberga más de la mitad de las avutardas de la provincia y en su mayor parte está declarada Zona de Especial Protección para las Aves (ZEPA nº 139, *Estepas cerealistas de los ríos Jarama y Henares*). Abarca a grandes rasgos, el terreno comprendido entre los cauces de los ríos Jarama y Henares y el límite provincial con Guadalajara. Esta zona comprende parte o la totalidad de los términos municipales de Ajalvir, Alcalá de Henares, Algete, Camarma de Esteruelas, Cobeña, Daganzo de Arriba, Fresno de Torote, Fuente el Saz del Jarama, Meco, Paracuellos del Jarama, Ribatejada, Talamanca del Jarama, Valdeavero, Valdeolmos, Valdepiélagos y Valdetorres del Jarama. Aquí se encuentran los leks denominados Daganzo, Valdehornos, Camarma, Cobeña, Meco, Talamanca-Valdetorres (Campoalbillo) y Ribatejada-Valdetorres (La Muela).

El resto de grupos reproductivos se encuentran más dispersos y aislados en zonas del Este, Sur y Sureste de la Comunidad. Al Este de la provincia se encuentra el lek de Campo Real, cuya distribución ocupa total o parcialmente los términos de Campo Real, Pozuelo del Rey, Torres de la Alameda y Valdilecha. En el límite Sureste de la Comunidad se encuentra el lek de Fuentidueña, que comprende los términos de Estremera y Fuentidueña de Tajo. Por último, en la porción meridional de la provincia, al Sur de la capital, se distribuyen otros 6 leks: los de Pinto, Torrejón de Velasco Este, Torrejón de Velasco Oeste y 3 leks en Aranjuez (Alonso et al., 2005) que comprenden los términos municipales de Aranjuez, Ciempozuelos, Getafe, Pinto, San Martín de la Vega, Torrejón de Velasco, Valdemoro y Villacañeros.

Metodología general

En este apartado se describe la metodología básica utilizada para el desarrollo del trabajo de la mayoría de los capítulos que componen esta tesis. Estos métodos han consistido en el marcaje de individuos jóvenes y adultos con placas identificativas y emisores de radio, con un posterior control de los mismos con una periodicidad variable, por lo general, entre varias veces por semana y una mensual, así como en la realización de censos de la población de avutardas de la zona de estudio.

El marcaje individual y el seguimiento por radio es un método ampliamente reconocido como fundamental en estudios de comportamiento, ya que permite la localización de individuos concretos a lo largo de varios años y, por tanto, la medición de numerosos parámetros de su comportamiento. La utilización de este procedimiento es también recomendable para investigaciones orientadas a la conservación. Este método es el único que permite la obtención de datos fidedignos sobre distintos aspectos biológicos con un enfoque individual.

Marcaje individual

La Avutarda Común es una especie cursora propia de lugares abiertos, por lo que sus patas suelen quedar ocultas por la vegetación, resultando poco útil el método tradicional de identificación individual basado en combinaciones de anillas de colores. Por ello, el método utilizado con esta especie fueron las placas alares o dorsales, fácilmente visibles a distancia con la óptica adecuada. Las ventajas de dicho procedimiento han sido puestas de manifiesto en numerosos estudios (p. ej., Anderson, 1963; Mathisen, 1966; Parry, 1967; Southern, 1971; Blackman, 1973; Morgenweck y Marshall, 1977). La radiotelemetría se ha mostrado como el método idóneo para el estudio de la biología y del comportamiento de animales en libertad, ya que permite un seguimiento continuo de los individuos marcados (Amlaner y Mc Donald, 1980; Bub y Oelke, 1985; White y Garrot, 1990). La utilidad de este método de marcaje y las ventajas e inconvenientes de los detalles del marcaje, así como de los distintos modos de sujeción de placas y emisor al ave han sido descritos con detalle para el caso concreto de la Avutarda (Alonso et al., 1996; Martín, 1997; Morales, 2000; Martín, 2001; Alonso et al., 2003b). A continuación describimos brevemente el procedimiento general.

Captura y marcaje de pollos

Los pollos se capturaron en la segunda mitad del mes de julio, una vez concluida la cosecha del cereal, cuando todavía no son capaces de volar largas distancias. En esta época los pollos todavía son totalmente dependientes de sus madres, con la que forman un grupo familiar que se mueve de manera independiente de los bandos de hembras formados por individuos que no han criado o que han fracasado en su intento de cría.

Tras localizar las familias a primera hora de la mañana, con la ayuda de telescopios y desde puntos elevados del terreno, un vehículo todo-terreno se acercaba a ellas lo suficiente como para provocar el vuelo de la hembra y posteriormente del pollo. Tras uno o varios vuelos de huida, el pollo generalmente se echaba y permanecía inmóvil, oculto entre la vegetación. En este momento el pollo era capturado, y, tras su marcaje, puesto en libertad, comprobándose en todos los casos que los pollos se reunían de nuevo con sus madres.

Sólo fueron marcados los pollos con un peso superior a 1 kg, liberándose el resto sin marcar, o bien, en unos pocos casos, sólo con emisor de radio. A cada pollo que fue capturado se le tomaron peso y medidas biométricas, así como, una muestra de sangre o pluma cobertora para análisis genético y determinación del sexo (Martín et al., 2000).

Las placas alares utilizadas, de un tamaño máximo de 90x65 mm, se obtuvieron a partir de planchas de plástico rígido (Gravoply) de 1.5 mm de grosor, consistentes en dos láminas unidas de diferente color, la externa o superior de color amarillo o verde, y la interna o inferior de color negro o blanco, de forma que, grabando en la lámina externa distintos símbolos, se obtenía una variedad de marcas diferentes suficiente para permitir la identificación visual de toda la muestra de individuos marcados (símbolo verde sobre fondo blanco, blanco sobre verde, negro sobre amarillo o amarillo sobre negro) (Alonso et al., 1996). Las placas fueron perforadas en su parte superior para poder fijarlas al patagio alar mediante remaches y alicates modelo Allflex, usados en ganadería. Previamente la parte superior de la placa había sido ligeramente curvada para la mejor adaptación a la curvatura del ala. El peso de placa más remache fue de un máximo de 12 g. Las placas alares se taparon con papel de color marrón con rayas negras simulando el diseño del plumaje, para facilitar el camuflaje del pollo una vez marcado. Dichos papeles se desprendieron de las placas pasados unos días tras la captura, dejando visible el diseño identificativo de la placa alar.

Los emisores, de 2 pilas AA, fueron de la marca Biotrack Ltd., Reino Unido. La duración de 3-6 años de vida estimada por el fabricante fue superada en algunos casos, alcanzándose los 8 años. El peso de los emisores fue de 60 g, lo que supone entre el 1.5 y el 3 % del peso total del ave en el momento de su captura. Cada emisor emite una señal de radio intermitente, con una cadencia de 30-35 pulsos por minuto, y en una frecuencia diferente. Los emisores están dotados de una antena de 30 cm de longitud. En unos pocos casos los emisores colocados fueron emisores vía satélite de la marca estadounidense Microwave, siendo la duración estimada de estos emisores es de 4-5 años, aunque el elevado coste del seguimiento vía satélite hace desaconsejable el uso en una especie como la avutarda donde los movimientos migratorios no son demasiado largos, por lo cual el número de individuos marcados con este tipo de emisores fue muy

reducido. Estos emisores incorporaban a su vez un pequeño emisor VHF para facilitar su eventual seguimiento desde tierra, aunque la duración de éste fue de tan sólo unos 9 meses. La colocación del emisor sobre el ave se realizó mediante un arnés de cinta elástica cruzado por delante del pecho y anudado para evitar deslizamientos que pudiesen provocar rozaduras, y teniendo precaución de dejarlo suficientemente holgado para no interferir negativamente en el normal crecimiento del joven hasta su edad adulta.

Captura y marcaje de adultos

Además de los pollos, entre 1996 y 2004 se capturaron 96 avutardas adultas (45 machos y 51 hembras), mediante una red de nylon de 50x20 m de paño y malla de 10 cm de luz, propulsada por 14 cohetes, alternando dos y uno de estos a lo largo de 9 posiciones (detalles en Dill, 1969). La red fue colocada en todos los casos en lugares donde se había comprobado previamente la querencia de las aves.

Una vez capturados los individuos, tanto machos como hembras, eran inmovilizados con chalecos especialmente diseñados, ajustados al cuerpo, para evitar movimientos de alas o patas que pudieran dañar al individuo, cubriéndoseles además la cabeza con capuchas similares a las utilizadas en cetrería para evitar el estrés del animal. El marcaje de los individuos se realizaba tras la toma de medidas corporales y la extracción de sangre o pluma para análisis genético.

Las hembras fueron marcadas siguiendo un proceso similar al de los pollos, es decir, con placas alares y emisores de dos pilas, sujetos por arnés elástico. En el caso de la mayor parte de los machos se utilizaron emisores de 3 pilas AA y 100 g de peso, con una vida media de 5 a 8 años, y en lugar de placas alares se emplearon placas dorsales, del mismo material y medidas que la alares, pero pegadas en este caso a la parte dorsal del emisor, de forma que quedasen en posición vertical sobre el dorso del animal. Cada placa dorsal constaba de dos placas con igual diseño pegadas entre sí, de forma que dicho diseño fuese visible desde ambos lados del individuo.

Para reducir el tiempo de marcaje de los adultos se llevó el emisor previamente montado en el arnés elástico, y se prescindió de la toma de algunas de las medidas lineales.

Localización y control de los individuos marcados

Los individuos marcados con emisores de radio fueron localizados desde su marcaje hasta su muerte con una frecuencia que varió entre una vez por semana y una mensual, dependiendo de la época del año. El equipo de recepción utilizado consistió en un receptor TR-2 acoplado a un escáner TS-1, de Telonics Inc., EEUU, conectado mediante un cable coaxial a una antena direccional de dos elementos (Telonics). La distancia media de recepción, en condiciones óptimas, fue de 2 a 3 km desde tierra. La búsqueda de un individuo marcado generalmente se realizaba desde vértices geodésicos u otros puntos elevados del terreno, lo que permite una mayor distancia de recepción

(Cochram y Ior, 1963; White y Garrot, 1990). Una vez localizada la señal, se realizaba una búsqueda mas precisa del individuo hasta obtener contacto visual con él. Esta búsqueda se realizaba en vehículo todo terreno por las áreas frecuentadas por avutardas incluidas en la zona de estudio. En los pocos casos en los que esto no fue posible, el contacto visual se sustituyó por una coordenada obtenida mediante triangulación de la señal de radio desde varios puntos elevados del terreno.

Cuando no fue posible localización mediante controles por tierra debido a la desaparición de los individuos de la zona habitual, se realizaron controles desde el aire mediante el uso de avionetas (Alonso et al., 1996). Ello fue posible gracias a la colaboración desinteresada del Ejército del Aire. Las avionetas utilizadas fueron Beechcraft E-24 (Bonanza). Sus características mostraron a este modelo como idóneo para el rastreo de amplias zonas. Para este uso se colocaron 2 antenas en el aparato, una direccional montada en el extremo del ala que permitía orientar la avioneta en la dirección de recepción de la señal desde que ésta era captada, a distancias de hasta 40 km del individuo marcado, y otra omnidireccional en la cara inferior del aparato, que posibilitaba la recepción de señales procedentes de otras direcciones, aunque con menor rango de recepción.

La búsqueda aérea de individuos perdidos se realizó, bien mediante vuelos sistemáticos de amplias regiones, o bien partiendo de la última coordenada conocida de cada individuo, describiendo un vuelo circular de amplio radio a partir de dicha coordenada. Una vez detectada la señal del emisor se fijaba la línea de vuelo en la dirección de mayor intensidad de recepción de la señal hasta sobrevolar su vertical, donde la intensidad de la señal disminuía, momento en el cual la coordenada geográfica se grababa en un GPS. La búsqueda desde el aire permite aumentar el rango de recepción de las señales de 10 a 20 veces respecto a la búsqueda por tierra. El error medio de localización desde el aire no superó los 500 m.

La radiotelemetría es el único método fiable que permite obtener información para el estudio de la dispersión. También permite establecer tasas reales de mortalidad, comprobar la longevidad de los individuos marcados y el estudio de los movimientos estacionales de individuos adultos. Este método también es utilizado para el estudio del comportamiento reproductivo, establecimiento de modelos de viabilidad de poblaciones, y es útil para la realización de censos, ya que nos permite comprobar si se han prospectado la totalidad de los bandos de la zona, mediante la búsqueda selectiva por telemetría de individuos marcados.

Censos y distribución de la avutarda en la Comunidad de Madrid

Tamaño y proporción de sexos

Entre 1998 y 2003 se realizaron como mínimo 3 censos anuales: uno para establecer la cantidad de individuos reproductores, en marzo; un muestreo de productividad anual de pollos, en septiembre; y un censo de individuos invernantes, en enero. Estos censos se realizaron por toda la zona de estudio, con el fin de delimitar las áreas utilizadas y no utilizadas por las aves. La metodología empleada en los censos esta descrita en (Alonso et al., 2003a).

Los censos realizados a comienzo de la primavera durante el periodo de estudio (1998-2003) nos muestran que no se han observado cambios significativos en el tamaño de la población de avutardas, con un mínimo de 1083 avutardas en marzo del 2002 y un máximo de 1298 en marzo del 2003. En este periodo han permanecido más o menos estables tanto el número de machos (mínimo de 308 en el año 2001 y máximo de 362 en 1998), como el número de hembras (mínimo de 772 hembras en el 2002 y máximo de 940 en el año 2003).

La población actual de la Comunidad se estima en unas 1400 Avutardas, cifra que representa algo más del 5% del total peninsular y entre un 2,5 y 3,0% del total mundial estimado de esta especie (Alonso et al., 2003a).

Localización de los leks de la provincia

En el momento del estudio se consideraban 13 los grupos reproductivos de avutardas o *leks* distribuidos en las cuencas de los ríos Jarama, Henares y Tajo, pertenecientes a la provincia de Madrid, aunque algunos de ellos se encuentran muy próximos a los límites provinciales con Toledo y Guadalajara. Actualmente, tras el censo de primavera del 2004, son 15 los leks identificados. En dicha zona se reconocen actualmente tres grupos reproductivos independientes, incluidos todos ellos en la ZEPA Carrizales y Sotos de Aranjuez (Alonso et al., 2005). Existen otros dos leks cercanos a la provincia, en el límite provincial entre Madrid y Guadalajara. Aunque es frecuente que las Avutardas pertenecientes a estos dos leks crucen los límites provinciales, no están incluidas en el número total considerado para la provincia de Madrid. La localización de estos grupos aparece reflejada en el mapa provincial de la Figura 1.

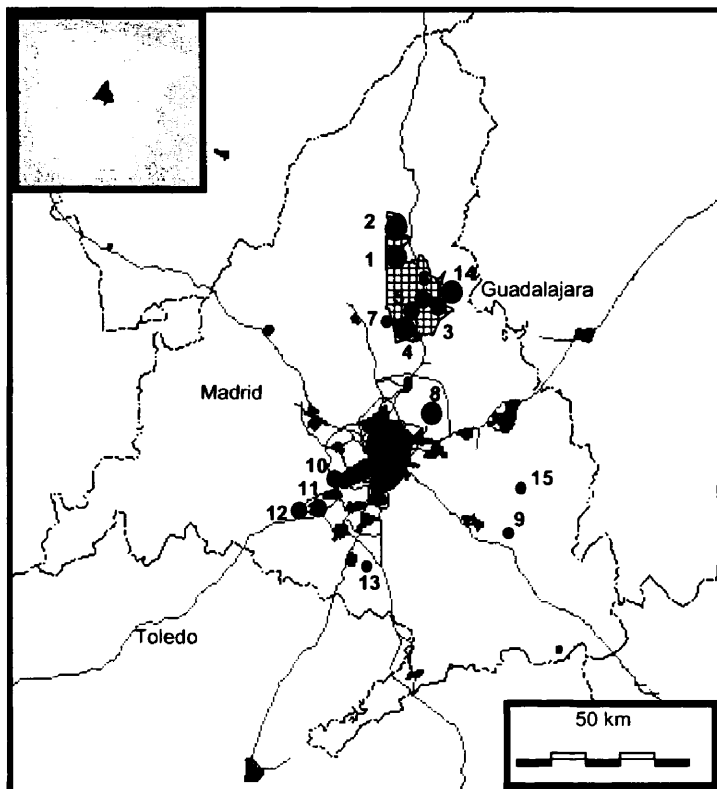


Figura 1. Localización de los 13 núcleos reproductivos de avutardas en Madrid, así como de los dos que se hallan en Guadalajara, próximos al límite provincial (14,15). Los puntos más gruesos indican leks de más de 100 individuos, los puntos de tamaño medio, leks con 50-100 individuos y los puntos menores leks con menos de 50 individuos. Los límites de la ZEPA 139 “Estepas cerealistas de los ríos Jarama y Henares” se representa con un área con trazo cuadrículado. También aparecen representados los principales núcleos urbanos y carreteras. Los núcleos reproductivos se denominan de acuerdo a los términos municipales en los que se encuentran: 1. Talamanca – Valdetorres; 2. Ribatejada – Valdetorres; 3. Meco; 4. Daganzo; 5. Camarma – Daganzo; 6. Camarma; 7. Cobeña; 8. Campo Real; 9. Estremera – Fuentidueña; 10. Pinto; 11. Torrejón de Velasco Este; 12. Torrejón de Velasco Oeste; 13. Aranjuez; 14. Villanueva de la Torre – Quer; 15. Driebes.

Los siete primeros leks están incluidos dentro de la IBA *Talamanca- Camarma*, y todos excepto el lek de Cobeña en la ZEPA “*Estepas cerealistas de los ríos Jarama y Henares*”. El lek de Pinto esta incluido en el *Parque Regional del Sureste* y los tres leks de Aranjuez en la ZEPA “*Carrizales y Sotos de Aranjuez*”.

El grupo reproductivo que alberga un mayor número de individuos es el de Talamanca-Valdetorres, y el menor, el oriental de Aranjuez. La mayor densidad de Avutardas se da en el grupo de Daganzo, con unas ocho avutardas por km².

Bibliografía

- Alonso, J., Martín, C., Palacín, C., Magaña, M. y Martín, B. 2003a. Distribution, size and recent trends of the great bustard *Otis tarda* population in Madrid region, Spain. *Ardeola*, 50: 21-29.
- Alonso, J. A., Martín, E., Alonso, J. C. y Morales, M. B. 1996. Vergleichende Analyse der Markierungsmethoden für juvenile Grosstrappen (*Otis t. tarda* L., 1758) im Feld. *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg*, 1/2: 80-83.
- Alonso, J. C., Alonso, J. A., Martín, C. A., Palacín, C. y Magaña, M. 2003b. Radioseguimiento de especies amenazadas: el caso de la avutarda. (SEO/BirdLife, Editor). En: XV Jornadas Ornitológicas Españolas. Madrid.
- Alonso, J. C., Palacín, C. y Martín, C. A. 2005. Censo y distribución de avutardas en la Península Ibérica. In: *La Avutarda Común en la Península Ibérica: población actual y método de censo* (Alonso, J. C., Palacín, C. y Martín, C. A., Editores), pp. Madrid: SEO/BirdLife.
- Amlaner, C. J. y Mc Donald, D. W. 1980. *A handbook on biotelemetry and radio tracking*. Oxford: Pergamon Press.
- Anderson, A. 1963. Patagial tags for water-fowl. *Journal Wildlife Management*, 27: 284-288.
- Blackman, J. G. 1973. Marking methods for studying Australian Crane. *Australian Bird Bander*, 11: 56-57.
- Bub, H. y Oelke, H. 1985. *Markierungsmethoden für Vögel*. .
- Cochran, W. W. y Ior, R. D. 1963. A Radio-tracking system for wild animals. *Journal Of Wildlife Management*, 27: 9-24.
- Dill, H. H. 1969. A field guide to cannon net trapping. U. S. Dept. of the Interior Bureau of Sport Fisheries & Wildlife
- Martín, C. A. 2001. Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid. Universidad Autónoma. Madrid. Tesis doctoral
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Morales, M. B. y Pitra, C. 2000. An approach to sexing young Great Bustards *Otis tarda* using discriminant analysis and molecular techniques. *Bird Study*, 47: 147-153.
- Martín, E. 1997. Dispersión juvenil y cuidado maternal en la avutarda (*Otis tarda*). Universidad Autónoma. Madrid. Tesis doctoral
- Mathisen, J. 1966. Patagial tags on Evening Grosbeaks. *IBBA News*, 38: 129.
- Morales, M. B. 2000. Ecología reproductiva y movimientos estacionales en la avutarda (*Otis tarda*). Universidad Complutense. Madrid. Tesis doctoral
- Morgenweck, R. O. y Marshall, W. H. 1977. Wing marker for American Woodcock. *Bird Banding*, 48: 224-227.
- Parry, U. A. 1967. The patagial methods for tagging birds. *Austral. Bird Band.*, 48: 224-227.
- Southern, W. E. 1971. Evaluation of a plastic wingmarker for field studies. *Bird Banding*, 42: 88-91.
- White, G. C. y Garrot, R. B. 1990. *Analysis of Wildlife Radio-Tracking*. Academic Press. San Diego State University.

1. Dimorfismo sexual en tamaño

Introducción

Aunque el dimorfismo sexual en tamaño, o en diversas estructuras morfológicas que exhiben muchas especies animales puede haber evolucionado por causas de origen ecológico (Selander 1972, Shine 1989, revisión en Hedrick y Temeles, 1989), en general se admite que la selección sexual es la principal fuerza evolutiva que ha favorecido la aparición de caracteres sexualmente dimórficos (Andersson, 1994; Delph, 2005). Así, por ejemplo, en las especies en las que el mayor tamaño corresponde al sexo masculino, los machos de mayor tamaño tendrían ventaja, por una parte, en interacciones competitivas con otros machos, y por otra, durante el proceso de elección de pareja por parte de las hembras, que utilizarían el tamaño de los machos como indicador de su calidad (Bradbury y Andersson, 1987; Andersson, 1994; Fairbairn, 1997; Pérez-Barbería et al., 2002; Badyaev y Hill, 2003; Blanckenhorn, 2005).

La influencia de la selección sexual en la evolución de un determinado carácter se puede investigar manipulando experimentalmente la dimensión del carácter y observando los efectos de dicha manipulación sobre la competencia intrasexual o la elección de pareja, principales fuerzas selectivas por las que opera la selección sexual (p.ej., Moller, 1988). En muchos casos, sin embargo, la experimentación resulta muy compleja, y en el caso de medidas esqueléticas, prácticamente inviable. En estos casos se puede recurrir a análisis morfométricos, algunos de los cuales pueden aportar evidencias indirectas muy valiosas acerca de las fuerzas selectivas responsables de la evolución del dimorfismo. Uno de estos procedimientos es el de la alometría estática, que consiste en comprobar en una muestra de individuos del mismo sexo si la regresión de determinados caracteres morfológicos es isométrica o alométrica respecto al tamaño corporal, estudiando además las diferencias en el aumento proporcional (*scaling*) de distintos caracteres entre sí. La teoría predice que si la selección sexual ha favorecido el desarrollo de un determinado carácter en uno de los sexos, dicho carácter mostrará en ese sexo una alometría positiva, es decir, un tamaño proporcionalmente mayor en individuos más grandes, ya que los individuos de mayor tamaño obtendrán un beneficio mayor que los individuos de menor tamaño si invierten proporcionalmente en el desarrollo de dicho carácter. Por otra parte, si la selección sexual ha operado con mayor fuerza sobre uno de los sexos, el carácter en cuestión será relativamente más grande y más positivamente alométrico en dicho sexo (Green, 1992; Petrie, 1992). Estas relaciones alométricas no serán esperables si es la selección natural la responsable de la evolución del carácter morfológico estudiado.

Los datos empíricos de diversos estudios apoyan la hipótesis de que los caracteres que han evolucionado por selección sexual muestran una alometría positiva, mientras que los que han evolucionado por selección natural tienden a ser isométricos (Emerson y Voris, 1992; Simmons y Tomkins, 1996; Simmons y Scheepers, 1996).

Aunque algunos autores concluyen que puede resultar muy difícil diferenciar causas y efectos estudiando los patrones morfométricos actuales de una especie, debido a que lo que observamos hoy bien podría ser consecuencia de presiones selectivas de épocas pasadas, que podrían haber sido muy distintas a las actuales (Blanckenhorn, 2005), el análisis de alometría estática ha sido recientemente empleado en estudios que tratan de explicar la causalidad del dimorfismo sexual en distintas especies de aves (Green, 2000; González-Solís, 2004). Además, si el dimorfismo está más relacionado con la selección sexual que con la selección natural, sería esperable que los patrones alométricos de dimorfismo se muestren asociados a caracteres sexuales secundarios utilizados por los machos en su exhibición sexual (Alisauskas, 1987; Webster, 1997; McCracken et al., 2000). En el caso de las Avutardas, la longitud y cantidad de barbas sería uno de dichos caracteres sexuales secundarios. Finalmente, los caracteres sometidos a selección sexual suelen mostrar mayor variabilidad fenotípica que los que están más influidos por selección natural (Pomiankowski y Moller, 1995), por lo que comparando las varianzas en los distintos caracteres morfológicos en machos también es posible inferir el tipo de selección, sexual o natural, que más ha influido en el desarrollo del dimorfismo en dichos caracteres.

En una mayoría de especies de aves los machos suelen ser más grandes que las hembras, llegando en casos extremos a pesar hasta más del doble que éstas, como en el Urogallo *Tetrao urogallus*, la Alondra Australiana *Cinchorhampus cruralis*, o la Avutarda Común *Otis tarda* (Amadon, 1977; Cramp y Simmons, 1980). En una revisión sobre dimorfismo en aves, Payne (1984) observó que el dimorfismo sexual es más marcado en especies poliginicas, y más concretamente, en las que presentan sistema reproductivo tipo *lek*, concluyendo que el factor determinante de tan marcado dimorfismo es la mayor intensidad de selección sexual en dichas especies respecto de las especies monógamas. La asociación entre sistema reproductivo poligínico y grado de dimorfismo sexual ya había sido mencionada por el propio Darwin (1871), y, aunque Höglund (1989) no encontró que las especies que forman *leks* fuesen más dimórficas que las que no los forman, en una revisión posterior con los mismos datos, pero utilizando un método de análisis comparativo diferente, Oakes (1992) sí encontró dicha asociación, sugiriendo además que existe una relación causal entre ambas variables, es decir, que el dimorfismo sexual tiende a desarrollarse con una frecuencia mayor de lo esperable en especies que se reproducen mediante *leks*. Esta misma relación entre grado de dimorfismo sexual y grado de poliginia del sistema reproductivo se ha encontrado dentro de algunos grupos concretos de aves, como Anátidas o Caradriformes (Jehl y Murray, 1986) y de mamíferos (Clutton-Brock et al., 1977; Alexander et al., 1979; Clutton-Brock et al., 1982; Weckerly, 1998).

En la revisión de Payne (1984) la Avutarda Común aparece como la especie con el segundo mayor grado de dimorfismo sexual en longitud del ala de la familia de las Otíidas, por detrás de la Avutarda India (*Ardeotis nigriceps*), Hidalgo & Carranza (1990) la citan como la de mayor dimorfismo en peso de esta familia. Sin embargo, ambas revisiones se basan en muestras relativamente pequeñas de las distintas especies, siendo muy escasos los datos publicados sobre biometría de las distintas especies de avutardas, y, en particular de la Avutarda Común, especialmente tras la prohibición de su caza, decretada en los distintos países de su área de distribución en fechas variables entre principios y finales del siglo pasado. Las medidas y pesos citados en las principales obras de revisión ornitológica se refieren a muestras pequeñas, procedentes de regiones diversas, así como de diferentes estaciones del año, y, por tanto,

difícilmente presentables como muestras homogéneas o comparables entre sí. Por otra parte, la Avutarda Común se cita frecuentemente como el ave de mayor tamaño que conserva la capacidad de vuelo, aunque esta afirmación se apoya en los registros de pesos máximos de machos mencionados en la literatura ornitológica, que alcanzan los 24 kg (Sellheim, 1930). Sin embargo, si se consideran también las hembras, otras grandes Otíidas con menor grado de dimorfismo sexual, como la Avutarda Kori (*Ardeotis kori*), o incluso otras especies de aves, como algunas grandes rapaces o los cisnes, compiten con la Avutarda Común por la mencionada cualidad. Es más, si consideramos que muchos de los datos de pesos de avutardas publicados a principios del pasado siglo proceden de trofeos de cazadores, podría pensarse que pudiesen estar algo exagerados. El propio Gewalt (1959), que cita dichos datos, pone en cuestión la autenticidad de alguno de ellos, y sugiere los 15 kg como peso máximo más realista, aunque menciona que dicho límite podría ser rebasado ocasionalmente por algún ejemplar extraordinario.

En cualquier caso, el gran tamaño de la Avutarda Común, su extremo dimorfismo sexual, y el hecho de que se reproduzca mediante *leks*, hacen de esta especie un ejemplo idóneo para tratar de investigar la naturaleza de las fuerzas selectivas que han conducido a un dimorfismo sexual en tamaño tan acusado. Según la mencionada relación entre grado de dimorfismo sexual y sistemas reproductivos poligínicos, y más concretamente los de tipo *lek*, el extremado dimorfismo sexual de la Avutarda podría haber evolucionado favorecido por una fuerte selección sexual. Los resultados expuestos en otros capítulos de esta tesis sugieren, efectivamente, que existe una fuerte selección sexual en esta especie, quizá una de las mayores entre las aves. Sin embargo, a priori no es posible descartar la hipótesis alternativa, es decir, que el dimorfismo se haya desarrollado por un mecanismo de selección natural, que ha llevado a una divergencia de nicho ecológico entre ambos sexos, a causa de la competencia entre los mismos por la obtención del alimento. De hecho, en la Avutarda Común existe una marcada segregación sexual, y machos y hembras rara vez se unen en los mismos bandos, formando como norma bandos unisexuales que se mantienen generalmente separados.

En este estudio presentamos por primera vez resultados sobre la biometría de machos y hembras adultas de Avutarda Común basados en una amplia muestra tomada de individuos en libertad. Los objetivos fueron, primero, obtener medidas fiables de esta especie y determinar con precisión su grado de dimorfismo sexual en tamaño y peso, comparándolo con el de otras grandes Otíidas. En segundo lugar, exploramos cuál de los dos grandes mecanismos, selección sexual o divergencia de nicho, puede haber dado lugar a dicho dimorfismo entre sexos. Para ello, estudiamos las relaciones alométricas de diversos caracteres biométricos en machos y hembras, su variabilidad fenotípica en relación con el grado de dimorfismo, y las relaciones entre morfometría y caracteres sexuales secundarios en machos.

Métodos

El estudio biométrico se realizó sobre una muestra de 159 machos y 51 hembras, la mayor parte de ellos capturados con red de cohetes en sus zonas de reproducción entre finales de otoño y primavera temprana, aunque la muestra incluye algunos individuos

encontrados recién muertos, fundamentalmente por colisión con tendidos eléctricos. Los machos fueron capturados entre finales de enero y primeros de abril de 1993-2004, en núcleos reproductivos de diversas provincias españolas; las hembras, entre finales de diciembre y primeros de abril de 1999-2002 en núcleos de Madrid. A pesar de que la muestra de individuos capturados fue elevada, para minimizar los riesgos derivados del estrés de captura, en la mayor parte de los individuos se redujo la toma de medidas al mínimo posible, prescindiéndose del resto. Debido a ello, los tamaños de muestra para las distintas medidas lineales fueron considerablemente menores. Así, en la totalidad de los individuos tan solo medimos el peso y en algo más de la mitad de la muestra, incluyendo todos los machos utilizados para el estudio del comportamiento (ver capítulos siguientes) la longitud alar, como principal indicador del tamaño corporal, además de la longitud de las barbas y la cantidad de éstas, como indicadores del desarrollo de este carácter sexual secundario.

La muestra de machos no incluye ningún individuo que, de acuerdo con los criterios de edad utilizados por diversos autores (Gewalt, 1959; Glutz et al., 1973; Alonso et al., 2006), pudiese clasificarse como inmaduro, es decir, menor de 4 años (consideramos ésta la edad que separa inmaduros de adultos, ya que a edades inferiores no observamos ningún intento de cópula, ver capítulo 5 (*Éxito reproductivo en los machos: influencia de edad, tamaño y condición física, y correlaciones con caracteres sexuales secundarios*)). Los pocos inmaduros capturados fueron excluidos del análisis. En este estudio entendemos por macho de 4 años aquel que iba a cumplirlos en la primavera del mismo año en el que fue capturado. Respecto a las hembras, no se conoce ningún rasgo morfológico que permita diferenciar edades, ni tampoco siquiera clases de edad, por lo que la muestra puede incluir alguna hembra inmadura.

Se intentó realizar las capturas en los diferentes años en el mismo periodo del ciclo anual, que es el que menos riesgos presentaba para las aves, y el que mayores probabilidades de éxito ofrecía, de acuerdo con la técnica de captura empleada. Así, la mayor parte de los machos fueron capturados en febrero (112), con sólo algunos en enero, marzo y abril (22, 20 y 5 respectivamente;). En cuanto a las hembras, fueron capturadas en los meses de diciembre, enero marzo y abril (16, 10, 3 y 22 respectivamente) Para evitar el esperable efecto de la variación estacional en el peso, separamos la muestra posterior al 15 de marzo, a la que denominamos muestra de *primavera*, de la anterior a dicha fecha, que llamamos muestra de *invierno*.

El peso se midió con Pesola de 10 ó 20 kg, con una precisión de 100 g; la longitud de ala, cola y barbas, con regla y precisión de 1 mm, y el resto de medidas, con calibre y precisión de 0.1 mm. Las medidas se definen a continuación:

arco alar: distancia máxima entre la articulación carpiana y el extremo de la pluma primaria más larga, medida a lo largo de la curvatura de la cara dorsal del ala;

cuerda alar: distancia rectilínea entre la articulación carpiana y el extremo de la pluma primaria más larga, medida por la cara ventral del ala;

longitud de la cola: longitud de la rectriz más larga, apoyando la regla en la base de las rectrices, entre éstas y las infracobertoras caudales;

longitud del tarso: distancia entre la muesca posterior de la articulación intertarsiana y el extremo inferior del tarso-metatarso;

longitud del dedo medio: distancia entre la muesca de la articulación del tarso-metatarso con el dedo central y el extremo del dedo central estirado, sin incluir la uña;

longitud de la cabeza: distancia máxima entre el extremo dorsal de la cabeza y el extremo del pico;

anchura de la cabeza: anchura máxima de la cabeza, medida detrás de los ojos;

longitud pico-comisura: distancia entre el extremo de la comisura del pico y el extremo del pico;

longitud pico-narina: distancia entre el extremo anterior de los orificios nasales y el extremo del pico;

longitud de las barbas (sólo en machos): distancia entre el extremo del pico y el extremo de la barba más larga; aunque otros autores miden estas plumas desde su nacimiento, nosotros preferimos medirlas desde el extremo del pico para facilitar el apoyo de la regla y evitar tener que buscar el origen de las barbas, reduciendo así considerablemente el tiempo de manejo de los individuos tras su captura;

número de barbas (sólo en machos): cantidad de barbas sólo en uno de los lados; sólo se contaron las verdaderas barbas, plumas largas con raquis fino, distinguibles del resto de plumas más cortas de esa zona por su característica morfología.

Análisis estadísticos

Las diferencias biométricas estacionales y entre sexos se comprobaron mediante test de la *t* de Student, previa transformación de las variables para normalizar sus distribuciones. Los patrones morfométricos se exploraron en uno y otro sexo mediante inspección de los valores de correlación de Pearson entre las distintas variables biométricas en sendas matrices de correlación, utilizando STATISTICA 6.0 (StatSoft, 2001).

Para el estudio de la alometría en las distintas medidas corporales, así como del aumento proporcional (*scaling*) entre unas y otras, y de las correspondientes diferencias entre sexos, se utilizaron modelos de regresión de *eje principal reducido -reduced major axis*, RMA, (Bohonak, 2002), disponible en <http://www.bio.sdsu.edu/pub/andy/rma.html>-, previa transformación logarítmica de los datos. El procedimiento RMA se recomienda como método de regresión, frente al de regresión lineal ordinaria, en estudios de morfometría en los que se comparan dos variables *x* e *y* con unidades distintas, p. ej., longitud de ala y peso, y se desconocen las varianzas en los errores de dichas variables (Rayner, 1985; LaBarbera, 1989; Green, 2000; Stoltz et al., 2005). De esta forma se compararon los valores de cada uno de los caracteres morfométricos (variables dependientes) con los de uno de ellos elegido como variable independiente indicadora del tamaño del individuo. Como variables indicadoras del tamaño corporal se eligieron el peso y la longitud alar, dos de las más comúnmente utilizadas y admitidas como mejores variables predictoras del tamaño global en estudios de biometría de aves (Ranta et al., 1994; Gosler et al., 1998; Green, 2000). En nuestro caso en concreto, la longitud alar fue la medida lineal con mayor peso en el factor 1 de un análisis de componentes principales de todas las variables biométricas incluyendo machos y hembras (en dicho factor 1 entraron con elevados pesos toda las medidas lineales y el peso), lo que sugiere que la longitud alar es buena indicadora del tamaño general del individuo. Así se obtuvieron, para cada sexo, las pendientes de crecimiento de dicha variables dependientes respecto al crecimiento corporal del individuo, determinándose después la significación estadística de la diferencia en dichas pendientes, tanto entre sexos como con respecto a las pendientes esperadas por la hipótesis nula de isometría (ver McArdle, 1988). Se consideró como pendiente

isométrica $b=1$ cuando se relacionaron dos medidas lineales, y $b=3$ cuando se relacionó peso contra una medida lineal.

Resultados

Variación estacional en la biometría de machos y hembras

Entre el invierno y la primavera se produjo en ambos sexos un aumento significativo de peso. Dicho aumento fue de 1.97 kg en los machos y de 0.66 kg en las hembras, lo que equivale a un 20% y a un 16% de los respectivos pesos medios invernales (Tablas 1.1.a y 1.1.b). Los pesos máximos registrados fueron de 13.0 kg en machos, y de 5.2 kg en hembras, valores un 185% y un 158% mayores que los mínimos de invierno, respectivamente para machos y hembras. El resto de medidas no experimentaron cambios estacionales significativos en ninguno de los dos sexos. En los machos, la longitud y cantidad de barbas también aumentaron entre invierno y primavera, aunque la significación estadística de dichos aumentos fue sólo marginal, seguramente debido al escaso tamaño muestral de primavera (Tabla 1.1.a). El desarrollo estacional de este carácter sexual secundario se comenta en el capítulo 3.

Tabla 1.1.a. Biometría de machos adultos (≥ 4 años) de Avutarda Común. P= peso, LB= longitud de las barbas, NB= número de barbas, LAA= longitud del ala (arco), LAC= longitud del ala (cuerda), LC= longitud de la cola, LT= longitud del tarso, LDM=longitud del dedo medio, LCA= longitud de la cabeza, ACA= anchura de la cabeza, LPC= longitud del pico (hasta la comisura), LPN= longitud del pico (hasta la narina). El peso se expresa en kg y las medidas lineales en mm. Se compara la muestra de individuos de *invierno* (finales de enero-primeros de marzo) con la de *primavera* (finales de marzo-finales de abril). DS= desviación estándar; n= número de individuos

medida	invierno					primavera					diferencia	
	valor medio	mín	máx	DS	n	valor medio	mín	máx	DS	n	t	p
P	9.65	7.00	12.00	1.03	141	11.62	9.50	13.00	1.2	14	6.192	0.000
LB	213.4	150.0	270.0	25.9	86	228.2	200.0	265.0	24.8	11	1.752	0.083
NB	14.3	7.0	30.0	4.8	69	18.0	15.0	24.0	3.7	5	1.763	0.082
LAA	627.6	570.0	685.0	20.1	79	630.0	610.0	655.0	12.7	13	0.443	0.659
LAC	566.8	535.0	610.0	15.0	39	567.3	540.0	595.0	14.0	11	0.102	0.919
LC	265.5	240.0	295.0	11.9	36	263.2	240.0	290.0	12.9	10	0.535	0.596
LT	152.1	138.0	176.0	7.5	46	154.8	142.0	165.0	6.4	13	1.190	0.239
LDM	69.4	58.5	76.5	3.9	37	71.7	59.0	79.2	5.4	11	1.490	0.143
LCA	150.7	134.5	160.5	5.1	43	152.9	147.3	158.5	3.3	11	1.333	0.188
ACA	54.6	51.3	58.5	1.8	35	55.2	51.5	58.2	2.0	9	0.914	0.366
LPC	88.7	80.5	98.0	3.5	35	89.6	85.2	98.6	3.8	9	0.673	0.505
LPN	34.3	31.0	37.0	1.5	36	34.9	33.2	36.3	0.9	9	1.187	0.242

Tabla 1.1.b. Biometría de hembras adultas de Avutarda Común (la muestra puede incluir algún individuo inmaduro, ya que no se conoce ningún rasgo morfológico para diferenciar clases de edad en hembras). Ver definición de las medidas en Tabla 1.1.a. El peso se expresa en kg y las medidas lineales en mm. Se compara la muestra de *invierno* (diciembre- enero) con la de *primavera* (finales de marzo-finales de abril). DS= desviación estándar; n= número de individuos.

medida	invierno					primavera					diferencia	
	valor medio	min	máx	DS	n	valor medio	min	máx	DS	n	t	p
P	4.02	3.30	4.45	0.35	26	4.68	3.85	5.20	0.3	25	6.859	0.000
LAA	491.1	435.0	525.0	16.8	20	492.5	470.0	510.0	16.0	8	0.205	0.839
LAC	444.3	400.0	470.0	15.8	15	446.3	430.0	455.0	11.1	4	0.240	0.813
LC	227.4	220.0	240.0	8.3	5	222.0	210.0	230.0	7.58	5	0.515	0.622
LT	120.5	112.5	129.5	7.2	7	119.5	115.0	125.0	3.8	7	0.265	0.795
LDM	54.1	51.6	55.6	1.4	7	53.4	49.5	55.0	1.9	8	0.827	0.423
LCA	121.9	115.5	129.7	3.7	12	123.1	118.6	125.0	2.4	6	0.717	0.484
ACA	46.0	44.6	48.4	1.8	4	46.3	46.3	46.3		1	0.188	0.863
LPC	73.9	68.0	78.7	4.5	5	-	-	-	-	0	-	-
LPN	28.2	26.0	29.8	1.5	5	27.4	24.4	28.5	1.7	5	0.815	0.439

Tabla 1.2. Variación interindividual, expresada como coeficiente de variación de cada medida, y grado de dimorfismo sexual, expresado como el resultado de dividir el valor medio de machos por el de hembras (de Tabla 1.1.)

	Coeficientes de variación (CV)						Grado de dimorfismo sexual		
	machos			hembras			invierno	primavera	global
	invierno	primavera	global	invierno	primavera	global			
P	10.7	10.16	12.06	7.5	6.93	10.86	2.40	2.48	2.26
LB	12.1	10.88	12.12	-	-	-	-	-	-
NB	33.3	20.41	32.80	-	-	-	-	-	-
LAA	3.2	2.02	3.07	3.4	3.26	3.31	1.28	1.28	1.28
LAC	2.7	2.47	3.06	3.6	2.48	3.30	1.28	1.27	1.27
LC	4.5	4.91	4.50	2.3	3.42	3.57	1.18	1.19	1.19
LT	5.0	4.15	4.79	6.0	3.22	4.63	1.26	1.30	1.27
LDM	5.6	7.58	6.18	2.6	3.50	3.06	1.28	1.34	1.30
LCA	3.4	2.16	3.35	3.0	1.98	2.71	1.24	1.24	1.23
ACA	3.3	3.68	4.03	3.9	-	3.40	1.19	1.19	1.18
LPC	4.0	4.20	4.08	6.1	-	6.03	1.20	-	1.20
LPN	4.4	2.72	4.43	5.3	6.27	5.68	1.22	1.25	1.24

Variación individual

Excluyendo las dos medidas del carácter sexual secundario (longitud y número de barbas), la mayor variabilidad se presentó en el peso, con coeficientes de variación de alrededor de un 10% en machos y un 7% en hembras, tanto en invierno como en primavera (Tabla 1.2). Las siguientes medidas con mayor variabilidad fueron dedo medio y tarso en machos, y pico en hembras, y las que mostraron menor variabilidad, las dos medidas de longitud alar en machos, y la longitud de cabeza en hembras.

Patrones morfométricos en machos y hembras

En las Tablas 1.3.a y 1.3.b se muestran los valores de correlación entre las diferentes variables biométricas en machos y hembras. En general se observa una correspondencia entre sexos en los pares de variables que muestran correlación. Así, de 18 correlaciones positivas significativas encontradas en machos (excluyendo las que implican longitud o número de barbas), 14 también se encontraron en la muestra de hembras. Por ejemplo, en ambos sexos el peso mostró correlación positiva significativa con las longitudes de ala, cabeza y pico, o la longitud del ala se correlacionó con peso y longitud de cabeza.

Sin embargo, las correlaciones de cola, tarso y dedo medio mostraron diferencias notables entre sexos. En primer lugar, llama la atención la escasa correlación de la longitud de cola con las demás variables; en los machos sólo se observó correlación de esta variable con la longitud de la cuerda alar, y en las hembras, con dedo medio y pico. El tarso sólo mostró correlación significativa con dedo medio en machos, longitud de cabeza en hembras, y, marginalmente, con el pico en ambos sexos. Las diferencias más notables entre machos y hembras se observaron en las correlaciones del dedo medio con otras variables. Mientras en machos la longitud del dedo medio mostró correlación muy significativa con peso, longitud del tarso, cabeza y pico, en las hembras no existió ninguna de estas correlaciones, siendo sólo significativa la de dedo medio con cola.

Dimorfismo sexual

Se observó un marcado dimorfismo sexual a favor de los machos en todas las variables biométricas (Tabla 1.2). En ninguna de ellas existió solapamiento entre los rangos correspondientes a uno y otro sexo, siendo las medidas mayores de las hembras menores que las menores de los machos. El mayor grado de dimorfismo se observó en el peso, en el que el valor medio de los machos fue 2.48 veces el de las hembras en primavera, época del año en que ambos sexos alcanzaron los máximos, siendo el dimorfismo en peso algo menor en invierno (2.40, Tabla 1.2). También se observaron grados de dimorfismo muy notables en las longitudes de dedo medio, tarso y ala, que fueron alrededor de un 30% más largos en los machos que en las hembras. Las variables que mostraron menor dimorfismo sexual fueron longitud de cola y anchura de cabeza.

Excluyendo el peso, que está sometido a una variabilidad estacional, con un componente añadido dependiente de la mejor o peor condición corporal de cada individuo, y las medidas de longitudes de plumas, en las que puede existir variación individual debida a desgaste de las plumas o muda, en el resto de medidas lineales –las óseas– se observó una correlación positiva entre grado de dimorfismo sexual y

coeficiente de variación en los machos, siendo las longitudes de dedo medio y tarso las variables que mayor variabilidad y dimorfismo mostraron (Fig. 1.1). En las hembras no se observó dicha correlación.

Tabla 1.3.a. Relación entre variables biométricas de machos adultos medidas durante el marcaje en los años 1997-2004. En negrita se señalan las correlaciones significativas (valores de $p \leq 0.05$). P= peso, LB= longitud de las barbas, NB= número de barbas, LAA= longitud del ala (arco), LAC= longitud del ala (cuerda), LC= longitud de la cola, LT= longitud del tarso, LDM=longitud del dedo medio, LCA= longitud de la cabeza, ACA= anchura de la cabeza, LPC= longitud del pico (hasta la comisura), LPN= longitud del pico (hasta la narina)

		P	LB	NB	LAA	LAC	LC	LT	LDM	LCA	ACA	LPC
LB	r	0,56										
	n	97										
	p	0,000										
NB	r	0,43	0,61									
	n	74	73									
	p	0,000	0,000									
LAA	r	0,48	0,42	0,28								
	n	91	87	64								
	p	0,000	0,000	0,026								
LAC	r	0,37	0,43	0,09	0,62							
	n	49	46	23	52							
	p	0,009	0,003	0,672	0,000							
LC	r	0,10	0,19	0,27	0,15	0,32						
	n	45	43	20	47	47						
	p	0,495	0,233	0,245	0,316	0,026						
LT	r	0,23	0,34	0,21	0,12	-0,03	-0,07					
	n	58	55	32	61	52	47					
	p	0,079	0,011	0,255	0,354	0,860	0,628					
LDM	r	0,43	0,16	0,04	0,21	0,15	-0,14	0,45				
	n	47	45	22	50	49	47	50				
	p	0,002	0,286	0,843	0,134	0,307	0,335	0,001				
LCA	r	0,47	0,51	0,26	0,40	0,26	0,24	0,13	0,38			
	n	54	51	28	55	49	45	55	47			
	p	0,000	0,000	0,190	0,002	0,069	0,110	0,335	0,008			
ACA	r	-0,24	-0,01	-0,06	0,11	0,14	0,16	-0,10	0,01	0,27		
	n	45	43	21	46	46	44	46	46	45		
	p	0,108	0,955	0,799	0,454	0,354	0,306	0,519	0,956	0,072		
LPC	r	0,16	0,29	0,23	0,16	0,21	0,21	0,28	0,39	0,55	0,21	
	n	44	42	20	45	45	43	45	45	44	44	
	p	0,295	0,067	0,322	0,308	0,168	0,186	0,065	0,008	0,000	0,162	
LPN	r	0,30	0,44	-0,07	0,36	0,33	0,21	0,30	0,33	0,68	0,11	0,43
	n	45	43	20	46	46	45	46	46	47	45	44
	p	0,048	0,003	0,784	0,013	0,027	0,173	0,040	0,024	0,000	0,459	0,004

Tabla 1.3.b. Relación entre variables biométricas de hembras medidas durante el marcaje en los años 1999-2002. En negrita se señalan las correlaciones significativas (valores de $p \leq 0.05$). P= peso, LAA= longitud del ala (arco), LAC= longitud del ala (cuerda), LC= longitud de la cola, LT= longitud del tarso, LDM=longitud del dedo medio, LCA= longitud de la cabeza, ACA= anchura de la cabeza, LPC= longitud del pico (hasta la comisura), LPN= longitud del pico (hasta la narina)

		P	LAA	LAC	LC	LT	LDM	LCA	ACA	LPC
LAA	r	0,507								
	n	28								
	p	0,006								
LAC	r	0,620	0,943							
	n	19	19							
	p	0,005	0,000							
LC	r	0,438	0,577	0,497						
	n	9	9	6						
	p	0,239	0,104	0,316						
LT	r	0,131	0,153	0,233	0,472					
	n	14	14	10	8					
	p	0,655	0,603	0,517	0,237					
LDM	r	0,101	0,055	0,117	0,714	-0,048				
	n	15	15	11	9	14				
	p	0,722	0,845	0,731	0,031	0,871				
LCA	r	0,606	0,537	0,561	0,665	0,592	0,230			
	n	18	18	15	9	12	13			
	p	0,008	0,022	0,029	0,051	0,043	0,449			
ACA	r	0,408	0,895	0,744	0,168	-0,025	-0,027	0,759		
	n	5	5	5	5	5	5	5		
	p	0,495	0,040	0,150	0,788	0,969	0,965	0,137		
LPC	r	0,939	0,706	0,858	-0,336	0,848	0,358	0,971	0,583	
	n	5	5	5	5	5	5	5	4	
	p	0,018	0,183	0,063	0,580	0,070	0,554	0,006	0,417	
LPN	r	0,281	0,578	0,551	0,804	0,568	0,447	0,874	0,793	0,953
	n	10	10	8	8	9	10	10	5	5
	p	0,431	0,080	0,157	0,016	0,111	0,195	0,001	0,109	0,012

Diferencias en el aumento proporcional (*scaling*) y alometría de los distintos caracteres morfométricos

Utilizando la longitud alar como estimador del tamaño corporal, el peso y la longitud del dedo medio mostraron, en los machos, crecimientos alométricos positivos (Tabla 1.4). El resto de medidas no revelaron desviaciones significativas respecto de la

isometría (la pendiente esperable en una relación isométrica entre dos medidas lineales es 1, y entre peso y longitud del ala, 3). Las pendientes alométricas fueron mayores en los machos en todas las variables, excepto en ambas longitudes del pico y tarso (en este último caso, probablemente, debido a un problema de bajo tamaño de muestra, ya que utilizando en lugar de cuerda alar la variable arco alar, para la que se dispone de un mayor tamaño de muestra, la pendiente fue mayor en machos), aunque las diferencias entre sexos entre dichas pendientes no fueron significativas (Tabla 1.4). La diferencia entre machos y hembras en la pendiente de crecimiento alométrico del peso no llega a ser significativa probablemente debido al bajo tamaño de muestra en hembras. La pendiente en las hembras fue $b=3.054$, prácticamente idéntica a la esperable por isometría ($b=3$), mientras que en los machos fue mucho mayor ($b=5.805$) (Tabla 1.4).

Tabla 1.4. Resultados del análisis de las diferencias entre sexos en el aumento proporcional (*scaling*) y en la alometría de los distintos caracteres morfométricos, utilizando la longitud del ala (cuerda alar) como indicador del tamaño. P= peso, LAA= longitud del ala (arco), LAC= longitud del ala (cuerda), LC= longitud de la cola, LT= longitud del tarso, LDM=longitud del dedo medio, LCA= longitud de la cabeza, ACA= anchura de la cabeza, LPC= longitud del pico (hasta la comisura), LPN= longitud del pico (hasta la narina). g.l.= grados de libertad, * $p<0.05$

Variable	machos			hembras			comparación machos-hembras		test de isometría machos		test de isometría hembras	
	pendiente RMA	r	n	pendiente RMA	r	n	T ¹	g.l.	valor T ¹	g.l.	valor T ¹	g.l.
P	5,805	0,367	49	3,054	0,617	19	1,244	33	2,113*	46	0,041	16
LC	1,732	0,324	47	1,276	0,497	6	0,349	8	1,692	45	0,244	6
LT	1,458	0,025	52	2,111	0,233	10	0,476	13	1,158	52	0,944	10
LDM	2,020	0,149	49	1,373	0,117	11	0,506	15	2,117*	48	0,416	11
LCA	1,042	0,262	49	0,793	0,561	15	0,466	20	0,127	47	0,438	13
ACA	1,319	0,140	46	1,181	0,743	5	0,144	7	0,806	46	0,187	4
LPC	1,312	0,209	45	1,984	0,858	5	0,661	8	0,791	44	1,005	4
LPN	1,351	0,209	46	1,436	0,551	8	0,081	10	0,886	45	0,461	7

¹ El estadístico T se distribuye según una *t* de Student

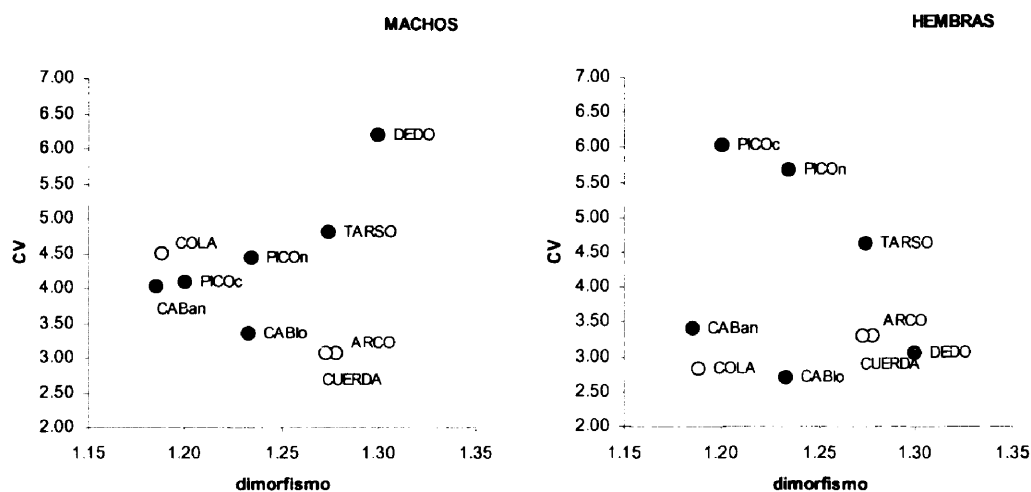


Fig. 1.1. Relación entre grado de dimorfismo sexual y coeficiente de variación de las medidas lineales en machos y hembras de avutarda. Excluyendo las medidas de plumas (longitudes de cuerda y arco alar y de cola), se observa en machos una correlación positiva marginalmente significativa ($r=0.74$, $p=0.090$), mientras que en hembras dicha correlación no existe.

Discusión

Pesos máximos de los machos

El peso máximo de nuestra muestra de machos fue de 13 kg, valor inferior a los citados en las revisiones bibliográficas sobre poblaciones centroeuropeas de la especie -16 kg en machos de Hungría, Alemania y Rusia en invierno; 17 kg en machos de Alemania en abril-mayo (Glutz von Blotzheim et al., 1973); 18 kg en Rusia en primavera, (Buturlin et al., 1935-(60); Dementiev y Gladkov, 1951. citado en Cramp y Simmons, 2002) ; 18 kg como peso máximo en primavera para poblaciones de Europa oriental (Cramp y Simmons, 1980; Urban et al., 1986; del Hoyo et al., 1996)-. Aunque algunas referencias más antiguas citan pesos máximos de hasta 21 kg (Buturlin et al., 1935-(60)), ó 15-20 kg, 21 kg y 24 kg (respectivamente Kiessling 1934, Spangenberg 1951 y Sellheim 1930 citados en Gewalt, 1959). El propio Gewalt (1959) pone en duda la veracidad de alguna de ellas, y concluye que “pesos mayores de 15 kg deben darse sólo de manera muy esporádica y en condiciones muy favorables”. Nuestra conclusión es que los pesos máximos citados en la bibliografía de principios y mediados del siglo pasado podrían ser más bien el resultado de exageraciones de cazadores, si bien no se puede descartar que, en casos excepcionales, algún macho de las poblaciones centroeuropeas pueda superar los 15 kg de peso, valor que creemos supone un límite superior difícilmente alcanzable en la población ibérica de la especie.

Variación estacional del peso

El aumento de peso en los machos durante la fase de exhibición sexual, para luego descender bruscamente al final de dicho periodo, ha sido documentado para esta especie, así como para otras grandes Otíidas, aunque con individuos cautivos y con muestras muy pequeñas. Carranza e Hidalgo (1993) registraron un 30% de aumento de peso en sólo 2 machos de un total de 8 cautivos, desde valores de unos 7 kg a finales de verano hasta 10 kg en abril. El resto de machos mostraron aumentos mucho menores o apenas variaron de peso. Los 2 machos que aumentaron pesaron unos 8.5 kg en febrero, por lo que el incremento medido en el mismo periodo que los de nuestro estudio fue de 1.5-2 kg, similar al observado por nosotros. Este aumento del peso de los machos en primavera viene en parte determinado por el gran desarrollo que adquiere el cuello o gola, uno de los caracteres sexuales secundarios de esta especie, debido al enorme desarrollo del tejido conjuntivo subcutáneo, así como de dos lóbulos de tejido profusamente irrigado a ambos lados del cuello, que pueden alcanzar 1 kg de peso en el momento de máximo crecimiento (Gewalt, 1965). No disponemos de suficientes pesos de machos en otras estaciones del año, pero los escasos datos de machos cautivos (Carranza y Hidalgo, 1993), así como el aspecto desnutrido de los machos tras la época de apareamiento, y el incremento en mortalidad observado en dicha época del año (datos propios), sugieren que en la misma los pesos deben alcanzar valores mínimos, como consecuencia del gran desgaste físico que sufren los machos durante la exhibición sexual y el apareamiento.

En otras grandes avutardas, como la Avutarda Australiana (*Ardeotis australis*) se han citado incrementos en el peso de machos en época de celo de hasta un 47% (Fitzherbert, 1982), y en la Avutarda Kori (*Ardeotis kori*), un ejemplar aumentó un 30% (S. Hallager, com. pers.). En una muestra de 20 machos capturados en Namibia entre 1997 y 2001 se observó un peso medio no significativamente superior durante la estación húmeda (reproducción, peso medio= 11.65 kg, n=14) respecto de la seca (10.36 kg, n=7, T. Osborne, com. pers.) En machos cautivos de otra especie de menor tamaño, la Avutarda Hubara (en sus dos subespecies, *Chlamydotis undulata undulata* y *C. u. macqueenii*), el peso aumentó también significativamente entre finales de noviembre y finales de febrero (Jacquet, 1998).

En cuanto a las hembras, también registramos un incremento ponderal medio significativo entre el invierno y la primavera temprana, probablemente como consecuencia del acúmulo de reservas previo a la reproducción. Aunque no disponemos de pesos del final de la estación de cría, es en ese momento cuando deben alcanzarse los mínimos en las hembras. No existen más datos publicados sobre variación estacional de peso en hembras de esta especie.

Dimorfismo sexual: comparación con otras especies

Los pesos máximos de los machos de este estudio no alcanzaron los máximos recogidos en obras de revisión ornitológica, siendo también ligeramente inferiores a los máximos citados para machos de la Avutarda Kori, que presenta un mayor tamaño que la Avutarda Común. Sin embargo, los pesos máximos de machos de Kori citados en la bibliografía parecen también algo exagerados, oscilando entre 5.8 y 19.0 kg (Urban et al., 1986), entre 10.9 y 19.0 kg (del Hoyo et al., 1996), mientras que la única muestra

reciente sobre individuos en libertad oscila entre 7.1 y 15.2 kg, con media de 11.5 kg ($n=19$ machos adultos capturados en Namibia entre 1997 y 2002 (Osborne et al., en prensa). Un macho de Kori cautivo en un zoológico sí ha alcanzado recientemente los 19 kg (S. Hallager, com. pers.). Las hembras de Kori son también más grandes y más pesadas que las de Avutarda Común, habiéndose citado pesos medios de 5,9 kg con un tamaño muestral de sólo 2 individuos (Urban et al., 1986); mismo valor en del Hoyo et al., (1996); 4.31-6.73 kg, media de 5.6 kg, en la muestra de 37 hembras en libertad (Osborne et al., en prensa). Así pues, tanto los machos como las hembras pesan algo más de un kg más en la Avutarda Kori que en la Común, aunque la Kori presenta un grado de dimorfismo sexual en peso ligeramente inferior al de la Avutarda Común (2.05 en la muestra de T. Osborne; 2.48 en la nuestra). El dimorfismo sexual en peso es también acusado, aunque menor que en la Común, en la Avutarda India *Ardeotis nigriceps*, con machos “casi el doble de pesados que las hembras” (Rahmani y Manakadan, 1988). Los machos de esta especie alcanzan los 14.5 kg, mientras las hembras oscilan entre 3.5 y 6.75 kg (Rahmani, 1989).

En cuanto a las medidas corporales lineales, el grado de dimorfismo en la muestra de *A. kori* de Namibia osciló entre los valores de 1.33 y 1.27, respectivamente para grosor de tarso y longitud de cabeza, y mínimos de 1.08 y 1.17, respectivamente para longitud de tarso y cola (Osborne et al., en prensa). Comparando ambas especies, la Avutarda Común mostró mayor dimorfismo en 5 de 6 medidas para las que existe posibilidad de comparación (la longitud de la cabeza fue la única excepción). Los valores de dimorfismo para diversas medidas lineales oscilaron entre 1.10 y 1.20 en la Avutarda India *Ardeotis nigriceps* (Rahmani, 1989). En conclusión, nuestros resultados muestran que la Avutarda Común es la especie con mayor grado de dimorfismo sexual en peso y medidas lineales de la familia *Otididae*, así como de toda la clase Aves, ya que también supera a la Alondra Australiana *Cinchorhampus cruralis*, cuyo dimorfismo en peso -los machos alcanzan 2.2 veces el peso de las hembras- ha sido citado hasta ahora como el mayor entre las aves (Amadon, 1977, citado en Andersson, 1994). El grado de dimorfismo de la Avutarda es comparable al de los mamíferos más dimórficos. En dicha clase, de acuerdo con la revisión de Weckerly (1998), sólo presentan valores superiores el Elefante Marino (*Mirounga leonina*, familia Phocidae), en el que el peso de los machos es 3.6 veces el de las hembras; varias especies de la familia Otariidae, familia en la que el dimorfismo medio es de 2.98, con valores extremos de 4.57 en *Callorhinus ursinus*; y en el Canguro Rojo *Macropus rufus*, con 2.49.

Posibles causas de tan acusado dimorfismo sexual en la Avutarda

Los resultados de nuestro estudio muestran que en los machos de Avutarda Común el peso y la longitud del dedo medio son positivamente alométricos, es decir, que se han desarrollado en mayor medida de lo esperable en los individuos de mayor tamaño, y que lo más probable es que dicho desarrollo haya sido favorecido por selección sexual. Esta conclusión, basada en los resultados del estudio de alometría estática, se ve reforzada con la elevada variabilidad encontrada en las longitudes de dedo medio y tarso en los machos, que fueron precisamente las medidas esqueléticas sexualmente más dimórficas, y que, de acuerdo a la relación esperable entre variabilidad fenotípica y selección sexual (Pomiankowski y Moller, 1995), hace del dedo medio, y quizá también del tarso, candidatas a ser resultado de ésta última.

Fue Darwin (1871, pág. 260; Weckerly, 1998) quien primero sugirió que en la mayor parte de los mamíferos los machos eran mayores que las hembras por efecto de la selección sexual, es decir, debido a la ventaja que confería un mayor tamaño corporal en los combates por el acceso a las hembras. Las evidencias que apoyan dicho argumento en comparaciones interespecíficas, en las que generalmente se ha encontrado que el grado de dimorfismo sexual en tamaño aumenta con el grado de poliginia (Clutton-Brock et al., 1977; Alexander et al., 1979; Clutton-Brock et al., 1982; Jehl y Murray, 1986) (Weckerly, 1998), y que, en concreto, en las aves dicho dimorfismo tendería a desarrollarse con una frecuencia mayor de lo esperable en especies que se reproducen mediante *leks* (Oakes, 1992), fueron revisadas recientemente por Andersson (1994), quien concluye que la selección sexual habría operado a través de la ventaja que supone para los machos el mayor tamaño, tanto en combates entre rivales por el acceso a las hembras, como facilitando una mayor resistencia al desgaste durante el celo. Otros factores determinantes podrían ser la competencia espermática, o la preferencia de las hembras por machos mayores, al ser estos potencialmente proveedores de mayores recursos.

En muchos estudios no está claro, cuando se habla de tamaño, si se hace referencia al tamaño corporal o al peso, y se han utilizado, como indicadores del tamaño, tanto el peso como diversas medidas lineales -en aves, principalmente la longitud del ala, aunque también otras (Jehl y Murray, 1986; Oakes, 1992; Andersson, 1994; Ranta et al., 1994)-. En nuestro estudio es el peso el que muestra en los machos un crecimiento alométrico positivo respecto al tamaño corporal, estimado aquí mediante la longitud del ala. Evidentemente, un peso elevado debe suponer una ventaja para un macho de Avutarda, tanto durante la fase de establecimiento de rangos en el *lek*, previa a las cópulas (ver capítulo 4), como durante la selección de machos por las hembras (capítulo 5). En la primera de estas fases, durante los combates que ocasionalmente se producen entre dos machos rivales, el peso debe ser fundamental, ya que ambos contendientes se empujan mutuamente, con sus picos enganchados, siendo en dichos enfrentamientos muy probablemente el peso, más que el tamaño, la variable decisiva. Según observaciones propias, estos combates cuerpo a cuerpo pueden durar desde sólo unos segundos hasta más de una hora. El macho vencido puede resultar gravemente herido, como demuestran las frecuentes agresiones dirigidas a los ojos de cimbeles presentados a machos en esa fase del celo, o perder temporalmente la capacidad de vuelo tras el enfrentamiento (observaciones propias). Además de una mayor fuerza de empuje en los combates, las mayores reservas energéticas de los machos más pesados también deben facilitar una mayor duración de su exhibición sexual en la fase de apareamiento en abril, mes en el que dedican sólo un 14% de su tiempo en comer, siendo los más pesados los que menos tiempo emplean en dicha actividad ($r = -0.46$, $n = 29$, $p = 0.013$, datos propios). En efecto, los machos más pesados al inicio de la estación reproductiva se exhibieron en solitario durante periodos más prolongados a lo largo de la primavera capítulo 5 (*Éxito reproductivo en los machos: influencia de edad, tamaño y condición física, y correlaciones con caracteres sexuales secundarios*).

En cuanto al dedo medio, también presenta una alometría positiva significativa en los machos. Dedo medio y tarso son, además, las medidas esqueléticas que mostraron mayor grado de dimorfismo sexual, y también mayor variabilidad fenotípica en los machos (Fig. 1.1). Los caracteres que muestran elevada variabilidad fenotípica suelen ser aquellos sobre los que ha operado más la selección sexual que la selección

natural, ya que la selección direccional que actúa sobre ellos tiende a favorecer valores superiores a la media, incrementando así la varianza incluso aunque los valores medios se mantengan (Alatalo et al., 1988; Moller y Hoglund, 1991; Moller y Pomiankowski, 1993; Pomiankowski y Moller, 1995; Cuervo y Moller, 1999). Ambos resultados, la alometría positiva del dedo medio en machos, y la mayor variabilidad de dedo y tarso, podrían interpretarse como indicativos de que han evolucionado por selección sexual. Sin embargo, es más probable que el gran desarrollo de estas dos estructuras esqueléticas haya sido simplemente una consecuencia de la evolución del enorme peso en los machos. Dicho de otro modo, para que fuese posible la evolución de un dimorfismo en peso tan espectacular en los machos, éstos habrían tenido que desarrollar necesariamente unos dedos medios lo suficientemente largos como para poder mantener el equilibrio en un ave que es fundamentalmente cursora y con una masa corporal tan considerable. De hecho, en los machos adultos, la longitud del dedo medio se correlaciona con peso, tarso, cabeza y pico, mientras que en hembras no existen estas correlaciones; el dedo presenta en ellas un tamaño independiente del peso y todas las medidas lineales, excepto cola. La selección sexual habría, pues, favorecido el desarrollo de pesos excepcionalmente elevados sólo en los machos, y sus tarsos y dedos medios habrían crecido como adaptaciones para soportar dichos pesos.

La longitud alar también muestra un grado de dimorfismo relativamente elevado, aunque bajo coeficiente de variación (Fig. 1.1), y una relación isométrica en hembras con respecto al peso, y también isométrica en ambos sexos si se compara con cualquier otra medida corporal, excepto dedo medio en machos. Ello sugiere que ha debido ser la selección natural la responsable del dimorfismo observado en el tamaño del ala, que ha debido crecer en los machos para soportar en vuelo su enorme peso.

El dimorfismo sexual se desarrolla en la Avutarda a una edad muy temprana. Ya a las dos semanas de edad los machos son un 10-30% más pesados que las hembras (Heinroth y Heinroth, 1928; Radu, 1969; Litzbarski y Litzbarski, 1997), y con dos meses de edad ya pesan prácticamente el doble (Martín, 1997; Martín, 2001) datos propios. Este sesgo sexual en el crecimiento ponderal de los jóvenes implica una mayor mortalidad juvenil en los machos (Alonso et al., 1996; Martín et al., 2000), de acuerdo con lo predicho por la evolución de dicho dimorfismo mediante selección sexual (Clutton-Brock, 1985; Weatherhead y Teather, 1991). A la edad de 1-2 meses ya es posible diferenciar en el campo ambos sexos mediante ecuaciones discriminantes con un 96,5-100% de seguridad (Martín et al., 2000). El dedo medio, medida que mayor grado de dimorfismo sexual muestra en adultos en el presente estudio, fue precisamente la primera variable seleccionada en dicho análisis discriminante del sexo de los pollos, de entre 10 medidas lineales diferentes, y dedo medio y tarso fueron las medidas lineales más dimórficas en una submuestra de 21 parejas de jóvenes hermanos de distinto sexo (datos propios, inéditos), lo que muestra que el dimorfismo sexual en estas dos medidas se desarrolla, igual que en el peso, a una edad muy temprana. En los machos, el dedo debe seguir creciendo con el crecimiento esquelético general del individuo, mientras que en las hembras debe alcanzar antes un tamaño definitivo e independiente del tamaño corporal. Exactamente lo contrario sucede con la longitud de la cola, variable que menos diferenció a los pollos de uno y otro sexo, y que muestra también, junto con la anchura de cabeza, el menor grado de dimorfismo sexual en adultos, siendo además la medida que menos se correlaciona con las demás, tanto en machos como en hembras. Es decir, se trata de una medida relativamente independiente del tamaño y peso del individuo.

En resumen, las evidencias aportadas sugieren que el enorme peso de los machos de Avutarda Común, que hace de esta especie el ave de mayor dimorfismo sexual en masa corporal, ha evolucionado por selección sexual. La hipótesis alternativa, la de que dicho dimorfismo se hubiese desarrollado por divergencia de nicho, es mucho menos probable. Aunque es cierto que en esta especie machos y hembras rara vez se unen en los mismos bandos, formando como norma bandos unisexuales que se mantienen generalmente separados (datos propios), ello es seguramente una consecuencia del elevado dimorfismo, más que su causa. Es probable que la selección sexual haya hecho crecer a los machos de Avutarda Común hasta el límite impuesto por la selección natural. Se ha sugerido que la selección sexual puede resultar tanto en una distribución estable de tamaños, como en un crecimiento indefinido, sólo limitado por las desventajas que la selección natural impone a un tamaño excesivamente grande (p. ej., Maynard Smith y Brown, 1986). Hay muchos ejemplos de caracteres morfológicos, cuyo desarrollo está favorecido por selección sexual, pero limitado por selección natural (Andersson, 1994). En el caso de la Avutarda, las principales limitaciones a alcanzar un gran tamaño deben ser la dificultad de obtención de alimento suficiente en épocas de escasez, la mayor energía requerida para volar, y la dificultad para mantener una adecuada regulación térmica en verano. El efecto limitante de la primera de estas dificultades resulta apoyado por la mayor mortalidad de machos jóvenes durante la fase de crecimiento ponderal máximo (datos propios inéditos). En cuanto a la tercera, la mayor parte de los machos migran en verano a zonas más frescas, probablemente para facilitar la liberación del calor producido por una masa corporal tan grande (Morales et al., 2000; Alonso et al., 2001 datos en prep).

Bibliografía

- Alatalo, R. V., Höglund, J. y Lundberg, A. 1988. Patterns of variation in tail ornament size in birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 34: 363-374.
- Alexander, R. D., Hoogland, J. L., Howard, R. D., Noonan, K. M. y Sherman, P. W. 1979. Sexual dimorphism and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and humans. In: *Evolutionary biology and human social behavior* (Chagnon, N. A. y Irons, W., Editores), pp. 402-435. North Scituate, Massachusetts.
- Alisauskas, R. T. 1987. Morphometric correlates of age and breeding status in American Coots. *The Auk*, 104: 640-646.
- Alonso, J. A., Martín, C. A., Alonso, J. C., Morales, M. B. y Lane, S. J. 2001. Seasonal movements of male great bustard (*Otis tarda*) in central Spain. *Journal of Field Ornithology*, 72: 504-508.
- Alonso, J. A., Martín, E., Alonso, J. A. y Morales, M. B. 1996. Neues Verfahren zur praktischen Geschlechtsbestimmung junger Grosstrappen (*Otis tarda* L., 1758). *Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg*, 5: 84-86.
- Alonso, J. C., Magaña, M., Martín, C. A., Palacín, C. y Alonso, J. A. 2006. Field determination of age in male Great Bustards (*Otis tarda*) in spring. *European Journal of Wildlife Research*, 52: 43-47.
- Amadon, D. 1977. Further comments on sexual size dimorphism in birds. *Wilson Bulletin* 89: 619-620.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press.

- Badyaev, A. V. y Hill, G. E. 2003. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 34: 27-49.
- Blanckenhorn, W. U. 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology Ecology & Evolution*, 111: 977-1016.
2002. Software for reduced major axis regression, V.1.2. San Diego State University.
- Bradbury, J. W. y Andersson, M. B. 1987. Sexual selection: testing the alternatives. . *Life Sciences Research Report*, 39: 1-306.
- Buturlin, S. A., Dementiev, G. P. y Gladkov, N. A. 1935-(60). *Systema Avium Rossicarum (Catalogue critique des Oiseaux de l'U.R.S.S.)*. Paris.
- Carranza, J. y Hidalgo, S. J. 1993. Condition-dependence and sex traits in the male great bustard. *Ethology*, 94: 187-200.
- Clutton-Brock, T. H. 1985. Size, sexual dimorphism and polygyny in primates. In: *Size and scaling in primate biology* (Jungers, W. L., Editor), pp. 51-60. New York & London.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. y Albon, S. D. 1982. *Red Deer. Behavior and Ecology of Two Sexes*. Chicago: Chicago University Press
- Clutton-Brock, T. H., Harvey, P. H. y Rudder, B. 1977. Sexual dimorphism, sociometric sex-ratio and body weight in primates. *Nature* 269: 797-80
- Cramp, S. y Simmons, K. 2002. *The Handbook of the Birds of Western Palearctic Update*. Oxford University Press.
- Cramp, S. y Simmons, K. E. L. 1980. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and north Africa. Oxford: Oxford University Press.
- Cuervo, J. J. y Møller, A. P. 1999. Phenotypic variation and fluctuating asymmetry in sexually dimorphic feather ornaments in relation to sex and mating system. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 505-529.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London.
- del Hoyo, J., Elliot, A. y Sargatal, J. 1996. Handbook of the Birds of the World. Barcelona: Lynx Edicions.
- Delph, L. F. 2005. Sexual dimorphism: its causes and consequences. *American Naturalist*, 166: 1-4.
- Emerson, S. B. y Voris, H. 1992. Competing explanations for sexual dimorphism in a voiceless Bornean frog. . *Functional Ecology*, 6: 654-660.
- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 28: 659-687.
- Fitzherbert, K. 1982. Seasonal weight changes and display in captive Australian bustards (*Ardeotis australis*). In: *Bustards in decline* (Goriup, P. D. y Vardhan, H., Editores), pp. 210-225. Jaipur: Tourism & Wildlife Society of India.
- Gewalt, W. 1959. *Die Grosstrappe*. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.
- Gewalt, W. 1965. Formverändernde Strukturen am Hals der männlichen Grosstrappe. *Bonner Zoologische Beiträge*, 16: 288-300.
- Glutz, U. N., Bauer, K. M. y Bezzel, E. 1973. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Frankfurt A.M.: Akademische Verlagsgesellschaft.
- Glutz von Blotzheim, U. N., Bauer, K. M. y Bezzel, E. 1973. In: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Frankfurt a.M.: Akademische Verlagsgesellschaft.
- González-Solís, J. 2004. Sexual size dimorphism in northern giant petrels: ecological correlates and scaling. *Oikos*, 105: 247-254.
- Gosler, A. G., Greenwood, J. J. D., Baker, J. K. y Davidson, N. C. 1998. The field determination of body size and condition in passerines: a report to the British Ringing Committee. *Bird Study*, 45: 92-103.

- Green, A. J. 1992. Positive allometry is likely with mate choice, competitive display and other functions. *Animal Behaviour*, 43: 170-172.
- Green, A. J. 2000. The scaling and selection of sexually dimorphic characters: an example using the Marbled Teal. *Journal Avian Biology* 31: 345-350.
- Hedrick, A. V. y Temeles, E. J. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology & Evolution*, 4: 136-138.
- Heinroth, O. y Heinroth, M. 1928. *Die Vögel Mitteleuropas, III*. Berlin-Lichterfelde: Bermühler.
- Hidalgo, S. J. y Carranza, J. 1990. *Ecología y comportamiento de la Avutarda (Otis tarda L.)*. Cáceres: Universidad de Extremadura.
- Höglund, J. 1989. Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: a comparative analysis. *American Naturalist*, 134: 72-87.
- Jacquet, J. M. 1998. Seasonal changes in food intake and body mass in captive houbara bustards (*Chlamydotis undulata*) and effect of ambient temperature. *Journal of Arid Environments*, 38: 359-370.
- Jehl, J. R. y Murray, B. G. 1986. The evolution of normal and reverse sexual size dimorphism in shorebirds and other birds. . In: *Current Ornithology*), pp. 1-87. New York: Plenum Press.
- LaBarbera, M. 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution.. . *Annu. Rev. Ecol. Sys*: 97-117.
- Litzbarski, H. y Litzbarski, B. 1997. Bericht über die Aufzucht und Auswilderung der Grosstrappen in den Jahren 1979-97. In: *Naturschutzstation Buckow*. Germany. Unpubl. report.
- Martín, C. A. 2001. Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid. Universidad Autónoma. Madrid. Tesis doctoral
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Morales, M. B. y Pitra, C. 2000. An approach to sexing young Great Bustards *Otis tarda* using discriminant analysis and molecular techniques. *Bird Study*, 47: 147-153.
- Martín, E. 1997. Dispersión juvenil y cuidado maternal en la avutarda (*Otis tarda*). Universidad Autónoma. Madrid. Tesis doctoral
- Maynard Smith, J. y Brown, R. 1986. Competition and body size. *Theoretical Population Biology*, 30: 166-179.
- McArdle, B. H. 1988. The structural relationship: Regression in biology. . *Canadian Journal of Zoology* 66: 2329-2339.
- McCracken, K. G., Paton, D. C. y Afton, A. D. 2000. Sexual size dimorphism of the Musk Duck. *Wilson Bulletin*, 112: 457-466.
- Moller, A. P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature*, 332: 640-642.
- Moller, A. P. y Hoglund, J. 1991. Patterns of fluctuating asymmetry in avian feather ornaments: Implications for models of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B* 245: 1-5.
- Moller, A. P. y Pomiankowski, A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32: 167-176.
- Morales, M., Alonso, J., Alonso, J. y Martín, E. 2000. Migration patterns in male Great Bustards (*Otis tarda*). *Auk*, 117: 493-498.
- Oakes, E. J. 1992. Lekking and the evolution of sexual dimorphism in birds: comparative approaches. . *American Naturalist* 140: 665-684.
- Osborne, T., Hallager, S., Slikas, B. y Cohen, C. en prensa. The Kori Bustard *Ardeotis kori* - one species or two?

- Payne, R. B. 1984. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithological Monographs*, 33: 1-52.
- Pérez-Barbería, F. J., Gordon, I. J. y Pagel, M. D. 2002. The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution* 56: 1276-1285.
- Petrie, M. 1992. Are all secondary sexual display structures positively allometric and, if so, why? . *Animal Behaviour*, 43: 173-175.
- Pomiankowski, A. y Moller, A. P. 1995. A resolution of the lek paradox *Proceeding of the royal Society of London B*, 260 21-29.
- Radu, D. 1969. Die Aufzucht von Grosstrappen (*Otis tarda* L.) im Zoologischen Garten Budapest. *Freunde Kölner Zoo*, 12: 59-64.
- Rahmani, A. R. 1989. The Great Indian Bustard. Final Report. *Bombay Natural History Society, Bombay*.
- Rahmani, A. R. y Manakadan, R. 1988. Bustard sanctuaries of India. Strategies for their conservation and management. *Bombay Natural History Society Technical Report*: 13.
- Ranta, E., Laurila, A. y Elmberg, J. 1994. Reinventing the wheel: analysis of sexual dimorphism in body size. *Oikos*: 313-321.
- Rayner, J. M. V. 1985. Bounding and undulating flight in birds. *Journal of Theoretical Biology*, 117: 47-77.
- Sellheim, H. 1930. Trappenjagd. *Wild Hund*, 36.
- Simmons, K. y Tomkins, J. L. 1996. Sexual selection and the allometry of earwig forceps. *Evolutionary ecology* 10: 97-104.
- Simmons, R. y Schecpers, L. 1996. Winning by a neck: sexual selection in the evolution of giraffe. *The American naturalist* 148: 771-786.
2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6.
- Stoltz, J. A., Neff, B. D. y Orden, J. D. 2005. Allometric growth and sperm competition in fishes. *Journal of Fish Biology* 67: 470-480.
- Urban, E. K., Fry, C. H. y Keith, S. 1986. *The Birds of Africa*. London: Academic Press.
- Weatherhead, P. J. y Teather, K. L. 1991. are Skewed fledgling sex ratios in sexually dimorphic birds adaptive? *American Naturalist*, 138: 1159-1172.
- Webster, M. S. 1997. Extreme sexual dimorphism, sexual selection, and the foraging ecology of Montezuma oropendolas. *Auk*, 114: 570-580.
- Weckerly, F. W. 1998. Sexual-size dimorphism: influence of mass and mating systems in the most dimorphic mammals. *Journal of Mammalogy*, 79: 33-52.

2. El lek disperso en la avutarda: proceso de 'explosión' y estructura espacial del lek

Introducción

Aunque el comportamiento de exhibición nupcial de la avutarda es muy llamativo, debido a los movimientos de contorsión del plumaje del macho, conocidos popularmente como "rueda", la primera descripción del mismo no fue publicada hasta mediados del siglo pasado, sin referencias claras al sistema de apareamiento de la especie (ver revisión de Schulz, 1927; Siewert, 1939). Posteriormente, el primer autor que estudió en profundidad la avutarda ya describió la ausencia de vínculo de pareja entre ambos sexos, aunque no la definió claramente como poligínica o promiscua (Gewalt, 1959). Sí mencionó la exhibición de los grupos de machos en zonas concretas, a las que denominó 'zonas de exhibición', en las que explícitamente descartó que cada macho tuviese lugares de exhibición propios como, según su propio ejemplo, los tiene el Gallo Lira *Lyrurus tetrax*. Esta descripción del sistema reproductivo de la avutarda fue recogida en las principales obras de revisión ornitológicas, tanto las primeras (Glutz et al., 1973; Cramp y Simmons, 1980) como las más recientes, en las que ya se menciona específicamente el término *lek* (Johnsgard, 1991; del Hoyo et al., 1996; Morales y Martín, 2002), como típico de esta especie. Fue realmente Oring (1982) quien, basándose en las descripciones de Gewalt (1959), incluyó a la avutarda como especie formadora de leks. Sin embargo, algunos autores han mencionado la existencia de una marcada flexibilidad en el sistema reproductivo de la avutarda, que variaría entre el lek típico sin defensa territorial y una poliginia con defensa de recursos (zonas de nidificación) o de hembras (sistema de harenes), dependiendo de las características del hábitat o incluso variando entre años dentro de una misma zona (ver también Ena et al., 1987; Ena y Martínez, 1988; Carranza et al., 1989; Hidalgo y Carranza 1990). Otros autores incluso propusieron la monogamia como principal sistema, con una completa gama de posibilidades entre ésta y la poliginia basada en harenes o la promiscuidad, argumentando que la caza selectiva de machos habría alterado la natural proporción de sexos de 1:1 y favorecido la sustitución de la monogamia original por la poliginia a lo largo del siglo pasado (Fodor et al., 1971; Sterbetz, 1981). Sin embargo, las descripciones de Sterbetz (1981) de ejemplos típicos de monogamia y poliginia no se contradicen, curiosamente, con la más extendida interpretación del sistema como de tipo lek. Aunque la monogamia ha sido descartada como sistema creíble para una especie con tan marcado dimorfismo sexual por diversos autores (Cramp y Simmons, 1980; Hellmich, 1991), la existencia de una variabilidad entre poliginia basada en defensa territorial o de harén y la promiscuidad típica del lek ha sido también descrita, aunque basada en muy escasas observaciones, por algún otro autor (Collar y Goriup, 1980), y, aunque también calificada por algún autor de altamente especulativa por estar basada en datos escasos (Hellmich, 1991), ha sido recogida por otros en posteriores revisiones, en unas como sistemas claramente alternativos (Johnsgard, 1994) en otras dando clara prioridad al sistema poligínico o promiscuo tipo lek (Morales y Martín, 2002).

Según la definición más reciente y comúnmente aceptada del sistema de apareamiento de tipo *lek*, éste sería una agregación de machos para exhibirse en lugares tradicionalmente utilizados año tras año, que son visitados por las hembras para copular (Höglund y Alatalo, 1995). Esta definición relaja los cuatro criterios originalmente propuestos por Bradbury (1981) - (1) ausencia de cuidado parental por parte de los machos, que sólo contribuirían a la siguiente generación aportando sus gametos; (2) reunión de los machos en lugares concretos o *arenas de exhibición*, a las que acudirían las hembras para copular; (3) el lugar de exhibición de cada uno de los machos, generalmente un pequeño territorio que suele ser defendido, no contiene una cantidad significativa de recursos aprovechables por las hembras: alimento, lugares de nidificación, etc.; y (4) las hembras pueden elegir libremente a su pareja -, que ahora quedarían reservados a los llamados *leks clásicos*. Esta generalización y ampliación de la definición de *lek* fue motivada por el hecho de que numerosos estudios habían mostrado que muchas especies no cumplían estrictamente alguno de dichos criterios, aunque seguían mostrando las características principales del modelo reproductivo *lek*, lo que llevó a proponer una serie de tipos *no clásicos* de lek (Johnsgard, 1994; Höglund y Alatalo, 1995). Uno de estos tipos ha sido descrito como *lek explotado* (exploded lek, Emlen y Oring, 1977) o *lek disperso* (*dispersed lek*, Gilliard, 1969), un sistema en el que la distancia entre los machos territoriales sería mucho mayor que en los *leks* convencionales; según Johnsgard (1994), los machos frecuentemente no tendrían contacto visual entre ellos, aunque sí auditivo, y para Bradbury (1981) la agregación de machos de un *lek disperso* sólo se detectaría tras cartografiar sus localizaciones sobre una superficie considerable, en la que se apreciaría la existencia de zonas sin machos entre *leks dispersos* contiguos. En casos extremos, las zonas de exhibición de los distintos machos de un *lek disperso* o *explotado* pueden ser muy extensas y contener tantos recursos aprovechables por las hembras -p. ej., alimento o zonas de nidificación- que hagan difícil su diferenciación de otro tipo, el de *lek basado en recursos* (Alexander, 1975).

La terminología que define los distintos tipos de lek ha seguido siendo utilizada en revisiones posteriores, a veces de manera algo confusa. La confusión ha sido en muchas ocasiones el resultado de pretender acotar en definiciones concretas comportamientos a veces continuos, de difícil clasificación. Por ejemplo, ha habido cierta confusión entre estos términos *disperso* y *explotado*. Según la mayoría de autores, un *lek explotado* sería un tipo intermedio entre el *clásico*, de machos muy agregados, y el *disperso*, en el que los machos se exhibirían prácticamente en solitario, en territorios mucho mayores y más separados unos de otros, aunque agregados en un área de hábitat apropiado para exhibirse (Höglund y Alatalo, 1995). Höglund & Alatalo (1995) advierten que incluso la distinción entre *lek clásico* y *lek disperso* es más cuantitativa que cualitativa y debe ser tomada con precaución. En el otro extremo estaría la dificultad, mencionada en el párrafo anterior, de diferenciar algunos *leks dispersos* de *leks basados en recursos*. Por ello, Höglund & Alatalo (1995) decidieron relajar la definición de *lek* para abarcar dentro de la misma a muchas más especies que las que cumplen los criterios de *lek clásico*, incluyendo varios tipos que representan casos límite -además de los ya mencionados *leks dispersos*, y los *leks basados en recursos*, las agregaciones de machos en torno a lugares especiales (*landmarks*), tales como cimas de colinas, copas de árboles o claros de bosques. Mediante esta generalización, y abarcando una mayor diversidad de especies y modelos reproductivos, estos autores pretendían focalizar el interés en el estudio de qué presiones selectivas habían originado

los sistemas reproductivos tipo lek, más que acotar demasiado la definición para hacerla más precisa, pero menos práctica. Recientemente se han descrito incluso como *leks ocultos* las agregaciones de machos de especies territoriales en las que las hembras son receptivas a cópulas de machos con los que no están emparejados (Danchin y Wagner, 1997; Wagner, 1998; Fletcher y Miller, 2006). Para distinguir entre lek *disperso* y *explotado*, Oring (1982) sugirió una distancia de unos 50 m entre machos vecinos, distancia por encima de la cual se podría hablar de *leks dispersos*.

Aunque originalmente propuesto para describir un determinado comportamiento reproductivo de algunas aves, el uso del término *lek* fue posteriormente extendido, como se ha dicho en el párrafo anterior, para designar las agregaciones de machos de muchos otros taxones, incluyendo insectos, peces, anfibios, reptiles, mamíferos (ver revisión de Höglund y Alatalo, 1995). Sólo entre las aves, los autores de la mencionada revisión nombraron al menos 98 especies con este sistema, sugiriendo que el mismo habría evolucionado al menos en 14 ocasiones distintas dentro de esta clase, lo que demostraría la existencia de múltiples casos de convergencia evolutiva, incluso dentro de un mismo grupo taxonómico. En una revisión más reciente, la lista de especies de aves con sistema *lek* se amplió a 148 (Jiguet et al., 2000). En cuanto al tipo de lek disperso o explotado, ha sido descrito como uno de los sistemas más frecuentes en *Phasianidae*, *Otididae*, y algunas familias de Paseriformes (*Tyrannidae*, *Pipridae*, *Paradisaeidae*) (Jiguet et al., 2000). Concretamente entre las avutardas (*Otididae*), mientras Höglund & Alatalo (1995) sólo incluyeron a la Avutarda Común como especie formadora de leks, en revisiones posteriores se mencionó el *lek explotado* como sistema propio de 17-20 de las 25 especies de la familia (Jiguet et al., 2000; Morales et al., 2001). Sin embargo, estas mismas revisiones destacan que sólo en dos especies –la Avutarda Común y el Sisón Común– se ha estudiado el sistema reproductivo, aunque finalmente admiten que en ninguna de las dos se ha podido determinar inequívocamente que el *lek* sea el único sistema presente, existiendo aún dudas sobre si coexiste con un sistema no de *lek*, como la *poliginia basada en defensa de recursos*.

Sobre el sistema reproductivo de la Avutarda Común no hubo un claro consenso, como hemos visto en el primer párrafo, por parte de los primeros investigadores que trabajaron seriamente con esta especie. Ello ha motivado que, aunque en las primeras revisiones ya se admitió el sistema *lek* como típico de la Avutarda (Oring, 1982; Payne, 1984), en la mayor parte de las revisiones más recientes se hayan planteado dudas sobre qué modelo representa mejor su comportamiento reproductivo. Por ejemplo, Johnsgard (1994) plantea dudas entre *lek clásico* y *lek móvil* –un tipo caracterizado por la ausencia de interacciones entre machos ligadas a territorios fijos o lugares concretos de exhibición–; Höglund & Alatalo (1995) mencionan a la Avutarda como única especie de la familia *Otididae* con sistema lek, basándose en un estudio clásico (Gewalt, 1959) e ignorando otras referencias más modernas (p.ej., Carranza et al., 1989); Jiguet et al. (2000) cuestionan su clara clasificación como *lek disperso* o *explotado*, planteando que la Avutarda representaría una excepción dentro de la familia *Otididae*, en la que predomina dicho sistema (op. cit., pág. 65 y Apéndice 1); por último, Morales et al (2001) y Morales & Martín (2002) admiten como posibles todos los sistemas, aunque mencionan el *lek disperso* como predominante.

En cuanto a los autores que realmente han estudiado el comportamiento de la Avutarda en el campo, los primeros que dedicaron un esfuerzo significativo a esta especie admitieron ya desde un principio que su sistema reproductivo era de tipo *lek*

(Gewalt, 1959; Hellmich, 1991), aunque insistimos de nuevo en que otros mencionan una aparente flexibilidad (Carranza et al., 1989; Hidalgo y Carranza 1990). Sin embargo, al no disponer de individuos marcados, ninguno de ellos pudo demostrar cuantitativamente sus afirmaciones, que se reducen a meras descripciones verbales sin datos de apoyo (Gewalt, 1959), o basadas en escasas y breves secuencias de comportamiento de individuos concretos no marcados (Hellmich, 1991), o en series limitadas de datos poblacionales de tamaños de bando (Carranza et al., 1989). Más recientemente, los autores del primer estudio con avutardas marcadas individualmente en libertad han calificado el sistema de esta especie como de tipo *lek explotado*, al menos en la población de Villafáfila, en la provincia de Zamora (Alonso et al., 1995a; Alonso et al., 1996; Morales, 2000; Alonso et al., 2001; Morales et al., 2003), precisamente la misma en la que Carranza & Hidalgo (1989) propusieron que existía defensa de recursos o de hembras. Sin embargo, en dicho estudio tampoco se describen en detalle los parámetros fundamentales que caracterizan al *lek explotado*, tales como relación entre dispersión de machos y éxito de cópula, fidelidad estacional e interanual de los machos a sus zonas de exhibición, características de éstas y relación con las áreas de campeo de las hembras, etc.

Existen, así pues, aún dudas sobre si el *lek explotado* o *disperso* es general en las poblaciones de Avutarda. En concreto, se echan en falta observaciones que aclaren hasta qué punto se cumplen dos de los criterios de la definición de *lek* de Bradbury (1981): por una parte, si los machos se reúnen en lugares concretos para exhibirse; y por otra, si los gametos son los únicos recursos ofrecidos a las hembras por los machos, es decir, si los machos ocupan y defienden territorios, y si éstos contienen recursos aprovechables por las hembras. Por último, se desconoce si existen realmente otros sistemas en algunos individuos o poblaciones de esta especie, por lo que parecía necesario realizar nuevos estudios que contribuyesen a aclarar estos aspectos.

En el presente estudio realizamos una descripción cuantitativa detallada del sistema reproductivo de la Avutarda en la población de Madrid, mediante el análisis de datos tanto poblacionales como procedentes de una amplia muestra de individuos marcados, relativos a los siguientes aspectos: (a) fenología de ocupación del *lek*: grado de constancia interanual y variaciones entre individuos: ¿qué características fenotípicas poseen los machos que llegan antes o pasan más tiempo en el *lek*?; (b) evolución estacional del grado de gregarismo y dispersión de ambos sexos en la zona de exhibición: ¿qué factores pueden determinar la dispersión en el área del *lek* en cada uno de los sexos?, ¿qué caracteriza a los machos que se dispersan antes o a mayor distancia del centro del *lek*?; (c) zonas de exhibición sexual de los machos y áreas de campeo de las hembras durante la fase de cópulas: ¿son mayores las de las hembras que las de los machos? ¿son fieles los machos a sus zonas de exhibición a lo largo de la estación y entre años? ¿defienden territorios o harenes de hembras frente a otros machos?; (d) características seleccionadas por los machos para exhibirse en solitario: ¿se trata de lugares que contienen más recursos, más hembras o que maximizan las probabilidades de ser vistos por éstas? Las respuestas a estas y otras preguntas formuladas en el presente capítulo para definir el sistema reproductivo de la avutarda, se complementan con el análisis de las variaciones interindividuales en las fechas de primera exhibición en solitario presentado en el capítulo 5 (*Éxito reproductivo en los machos: influencia de edad, tamaño y condición física y correlaciones con caracteres sexuales secundarios*).

Métodos

Fenología de ocupación del lek

Como *área de lek* se definió el polígono mínimo convexo que incluyó todas las localizaciones de machos y hembras obtenidas en el periodo 1998-2003 durante censos semanales a lo largo del mes de abril, en el que se producen las cópulas. Dichas localizaciones suelen hallarse en las cercanías, y generalmente alrededor del lugar en el que se localizó el típicamente único bando en el que los machos reproductores de dicha zona se agrupan en marzo (mes en el que se produce la máxima agregación de machos). Dos áreas de lek contiguas suelen estar separadas por un área más o menos extensa con menor densidad relativa de avutardas, o ausencia total de éstas.

La fenología de ocupación del lek se calculó para los años 1998-2002, utilizando los datos procedentes del seguimiento de individuos marcados (aproximadamente un contacto semanal de cada individuo marcado durante los meses de marzo, abril y mayo, y un contacto mensual a lo largo del resto del año). La fecha de llegada de cada individuo se definió como la fecha juliana promedio entre la última vez que dicho individuo fue localizado en un área estival o de invernada (detalles en Alonso et al., 2001; Palacín, 2007) y la primera vez que fue visto en el lek. En algún caso en el que un individuo realizó, después de haber llegado a su lek de reproducción, una excursión a una zona relativamente cercana, dentro de la provincia de Madrid, pero distinta del lek de reproducción, ésta se ignoró. La fecha de salida, como promedio entre la última vez que fue visto en el área de lek y la primera que fue localizado en un área estival -en el caso de los machos- o de nidificación fuera del lek o invernada -en el caso de las hembras-.

Distribución de las avutardas en el área de lek: proceso de explosión del lek, zonas de exhibición de machos y territorios de hembras

Durante los años 1998-2003 se llevó a cabo un seguimiento detallado de la distribución y el comportamiento de machos y hembras en tres leks de la zona de estudio (Camarma, Ribatejada-Valdetorres y Talamanca-Valdetorres), en relación con los recursos alimentarios presentes en los mismos.

La distribución de las avutardas se estudió mediante:

- un *censo completo* de cada lek mediante vehículos todo-terreno de todos los leks del área de estudio en marzo, durante la fase de máxima agregación de los machos en bandos (ver detalles en Metodología general);
- *mapas de lek* semanales: mapeo cada semana a lo largo del periodo de cópulas (finales de marzo-primeros de mayo) de todos los individuos de la zona del lek desde observatorios apropiados que maximizaban la superficie visible y estaban lo suficientemente alejados de las aves como para no interferir en su actividad, y completando posteriormente las zonas no visibles desde otros puntos. Para este objetivo se emplearon 24 días de observación en el lek de Camarma, 25 en el lek de Ribatejada-Valdetorres y 35 en el lek de Talamanca-Valdetorres. Cada uno de dichos días un observador permaneció en el observatorio desde el amanecer

hasta que finalizó el mapeo, generalmente a media mañana. La observación se llevó a cabo con telescopio 20-60x o 60-90x, distinguiéndose machos adultos, inmaduros, y jóvenes, y hembras, y localizándose los individuos en mapas 1:10000 de la zona, y anotándose tamaño de bando, tipo de terreno y actividad que realizaba cada individuo o bando en ese momento. Previamente a la realización de estos mapas de lek, se elaboró un mapa guía donde se comprobaron las coordenadas de las divisiones parcelarias con GPS, para ajustarlas lo más posible a las reales, ya que éstas pueden variar entre años, por uniones o divisiones de parcelas.

A partir de los *mapas de lek* se calcularon dos estimas de *centro del lek*: “*centro de lek 1*” (centro geométrico de las localizaciones de todos los individuos que forman el lek en el mes de abril, cuando los machos adultos ya se han independizado del bando para exhibirse en solitario, ver más adelante en Resultados); y “*centro de lek 2*” (media de las localizaciones del bando de machos del mes de marzo y la primera quincena de abril, cuando hay aún una mayoría de individuos agrupados en bando). Como índice de dispersión de los individuos desde el centro del lek se calculó una distancia media semanal o mensual de las coordenadas medias de localización de cada uno de los individuos marcados al centro del lek, para cada uno de los cinco años de estudio y para los tres leks estudiados. También se calculó un porcentaje semanal de machos y hembras solitarios. La fecha media de *explosión* de cada lek se definió como la media entre las fechas en las que el porcentaje de individuos solos aumentó entre un 20 y un 50 % del total de machos del bando.

La distribución de los recursos se estudió realizando un *mapa de parcelas* anual, a finales de marzo, que se actualizó semanalmente a lo largo del mes de abril, con las parcelas de rastrojo que fueron labrándose. Se consideraron recursos alimentarios las parcelas seleccionadas por las avutardas para alimentarse (barbechos, rastrojos, leguminosas) a mediados de abril, en el momento de máxima dispersión de individuos (o explosión del lek), que coincide con la máxima frecuencia de cópula (ver más abajo). La selección de recursos alimentarios por las hembras y machos se estudió mediante el índice de selección de Ivlev (1961).

En los tres leks mencionados se estudió además el uso del espacio y el comportamiento de un total de 16 machos previamente marcados con placas y emisores de radio, siguiendo la metodología de observación y toma de datos descrita en el capítulo 5 (*Éxito reproductivo en los machos: influencia de edad, tamaño y condición física y correlaciones con caracteres sexuales secundarios*), obteniéndose los siguientes parámetros para cada macho:

Zona de exhibición sexual (ZE): se definió como tal el polígono mínimo convexo que incluyó todas las localizaciones de un macho entre la última semana de marzo y la segunda de mayo, ambas inclusive, considerando sólo aquellas en la que el individuo se encontraba solitario, es decir, exhibiéndose independiente del resto de machos del lek. Se trata, pues, del equivalente al *territorio* de exhibición en especies formadoras de leks clásicos, que defienden el uso exclusivo del mismo frente a otros machos. Se calculó la *extensión absoluta* (en ha) de la ZE, así como su *extensión relativa* respecto a la total del *área de lek*.

Fidelidad a la ZE: % medio de solapamiento entre las zonas de exhibición de años diferentes para un mismo macho y en el mismo lek. *solapamiento entre ZE de machos marcados*: % medio de solapamiento entre las zonas de exhibición de un macho marcado y cada uno de los otros marcados del mismo lek.

Recursos alimentarios en la ZE: se calculó el % de recursos en la ZE, tanto respecto a la superficie total del área de lek, como a la suma de hectáreas de terrenos considerados recursos en el lek.

Hembras a <100 m: valor medio de la cantidad de hembras presentes a <100 m de distancia del macho focal, tomando un dato cada hora a lo largo del periodo de observación.

Hembras a <500 m: valor medio de la cantidad de hembras presentes a <500 m de distancia del macho focal, tomando un dato cada hora a lo largo del periodo de observación.

Machos a <100 m, machos a <500 m: valor medio de la cantidad de machos presentes, respectivamente, a <100 y a <500 m de distancia del macho focal, tomando un dato cada hora a lo largo del periodo de observación.

Cuota de hembras a <500 m: hembras a <500 m divididas por machos a <500 m.

% hembras en la ZE: suma de hembras vistas en la ZE en todos los mapas de lek realizados a lo largo del periodo de exhibición (finales marzo a primeros mayo), expresada como porcentaje del total de hembras vistas en el área de lek en todos los mapas de lek.

Densidad media de hembras en la ZE: suma de hembras presentes en la ZE en todos los mapas de lek a lo largo del periodo de exhibición dividida entre el número de mapas y las ha de la ZE.

Densidad relativa de hembras en la ZE: densidad media de hembras en la ZE dividida por la densidad media de hembras en el área de lek.

% machos solitarios en la ZE: suma de machos vistos exhibiéndose en solitario en la ZE en todos los mapas de lek realizados a lo largo del periodo de exhibición (finales marzo a primeros mayo), expresada como porcentaje del total de machos solitarios vistos en el área de lek en todos los mapas de lek.

Densidad media de machos solitarios en la ZE: suma de machos vistos exhibiéndose en solitario en la ZE en todos los mapas de lek a lo largo del periodo de exhibición dividida entre el número de mapas y las ha de la ZE.

Densidad relativa de machos solitarios en la ZE: densidad media de machos vistos exhibiéndose en solitario en la ZE dividida por la densidad media de machos solitarios en el área de lek.

Tasa de agresiones en solitario: número de agresiones totales de o a otros machos solitarios por cada 100 min de tiempo exhibiéndose en solitario (tanto las provocadas

por el machos focal como las recibidas por el mismo, sumándose los diferentes tipos de interacción agresiva: desplazamientos o intimidaciones sin contacto físico, agresiones con contacto físico, duelos cuerpo a cuerpo, e interrupciones de cópula); posteriormente se analizaron separadamente las *tasas de agresiones dadas y recibidas* por el macho focal, ya que las primeras podrían interpretarse como posible defensa territorial o de hembras frente a otros machos.

Distancia mínima media al macho más cercano: valor medio de la distancia mínima del macho focal al macho más cercano, tomando un dato cada hora a lo largo del periodo de observación.

Además de la variables anteriores, que se refieren al uso que cada macho hizo del espacio del lek que utilizó como zona de exhibición en solitario, una vez producida la explosión del lek, se tuvieron en cuenta las siguientes variables: *peso*, tomado en el momento de la captura –generalmente el mes de febrero anterior a la primera primavera de seguimiento-, y *edad* media del periodo de seguimiento de cada macho, estimada según los criterios detallados en Alonso et al (2006). Por último, se calculó una *tasa de cópula* para cada macho, según el procedimiento descrito en capítulo 5.

Los valores de cada una de las variables anteriores se calcularon para cada macho en cada primavera (1-5 primaveras por individuo, media de 2.6), utilizándose en los análisis el valor medio de cada macho, excepto en el caso del peso, que correspondió sólo al primer año de seguimiento, debido a que no fue posible recapturar a los machos. Los datos de distribución de aves y parcelas, tamaño de éstas, distancias entre individuos, superficies de zonas de exhibición y solapamientos entre zonas de varios años o machos diferentes se procesaron o calcularon mediante el programa ArcGIS versión 9 (ESRI, 2004). Posteriormente, las relaciones entre variables se analizaron mediante regresión simple de Pearson, previas transformaciones para normalizar los datos, tomando al individuo como unidad de muestra. Las diferencias se analizaron mediante t de Student o U de Mann-Whitney.

Fidelidad interanual a lek, zona de exhibición (machos) y nido (hembras)

La fidelidad interanual al lek en machos y hembras fue estimada como porcentaje de individuos que visitaron en primaveras consecutivas la misma zona de lek. Los individuos que no repitieron representaron casos de *dispersión reproductiva*. La fidelidad se estudió por separado para los individuos de edad conocida (capturados de pollos) y desconocida (capturados de adultos); en los primeros sólo se consideraron los datos a partir de su tercer año de vida (caso de los machos) o segundo año de vida (caso de las hembras), ya que movimientos a edades más tempranas deben considerarse como dispersión juvenil (Martín, 1997; Martín, 2001).

La fidelidad interanual a la zona de exhibición de un macho se estimó como (a) el porcentaje medio de solapamiento en las zonas de exhibición de todos los pares de años para los que se disponía de datos de dicho individuo, y (b) la comparación interanual de la serie de distancias entre el centro geométrico de la zona de exhibición de cada primavera –obtenido con todas la localizaciones de dicha primavera- y la media de todas las primaveras de dicho individuo.

Como *zona de nidificación* de una hembra se definió la misma que el lek en el que se encontraba el nido, salvo aquellos casos en los que algunas hembras nidificaron fuera de las zonas de lek, que son utilizadas sólo por hembras como área de nidificación, en las que no hay machos. Los detalles del seguimiento de hembras marcadas para la obtención de estos datos se describen en el capítulo 7 (*Comportamiento reproductivo de las hembras*). La fidelidad interanual al lugar de nidificación se estimó mediante la comparación interanual de la serie de distancias entre el nido de cada primavera y la coordenada media de los nidos de dicho individuo en todas las primaveras estudiadas.

Tamaño de bando

El *bando* se definió como agregación de individuos que mantuvieron una cohesión espacial y un mismo comportamiento en el momento de la observación. Para analizar el tamaño de bando de machos *adultos* hemos utilizado datos de individuos capturados de pollos, es decir, de edad conocida, a partir de que hubiesen cumplido 3.7 años (>1350 días), es decir, desde la primavera de su 4º año calendario -año en el que el individuo cumplirá los 4 años-), así como datos de individuos de edad desconocida, capturados ya adultos con redes de cohetes, determinándose la edad de éstos según los criterios descritos en Alonso et al. (2006). La muestra obtenida fue de aproximadamente un dato por semana e individuo, para un total de 36 individuos. Como individuos *inmaduros* se consideraron los de edades inferiores a la descrita antes para límite inferior de edad adulta, la muestra fue de 27 individuos. En el caso de bandos de hembras se tuvieron en cuenta los datos de todas las hembras de edad postjuvenil capturadas con red (un total de 61 individuos), ya que a partir del mes de octubre del año de nacimiento no se conoce un procedimiento de distinción de edades en este sexo. Para calcular el tamaño medio de bando para un periodo de tiempo determinado (semanal o mensual) se tomó un dato medio de cada uno de los individuos marcados obtenido en dicho periodo, y, en el caso de que la media fuese para varios años, se incluyó un valor medio por periodo y año para cada individuo.

Selección de los lugares de exhibición de los machos

El objetivo de este estudio fue investigar si los machos seleccionaron su localización en el lek para maximizar (a) la superficie visible desde dicho lugar -o, dicho de otro modo, para maximizar las probabilidades de ser vistos dentro de la zona de lek-, (b) la probabilidad de atraer a hembras cercanas. Para ello comparamos las cuencas visuales, y las cantidades de hembras y de machos comprendidas en éstas, entre la muestra de lugares de exhibición de los machos de los mapas semanales descritos en el apartado anterior y una muestra control, utilizando IDRISI 32 para Windows (Clark Labs, 1999) y un modelo digital de elevaciones de terreno (MDE), con píxeles de 100 m de lado (modelo digital del terreno del Sistema Español de Información de Suelos (<http://leu.irmase.csic.es/mimam/seisnet.htm>)). Como lugares de exhibición de los machos se definieron las localizaciones de machos que en el momento de la realización del mapa semanal de bandos en el que se obtuvo la máxima cantidad de machos solitarios en cada uno de los 4 leks y en los 5 años estudiados 1998-2003 se encontraban realizando la rueda (ver descripción de la rueda en capítulo 5). Como lugares control se eligieron los vértices de cuadrículas de 19 píxeles de lado dentro del perímetro de la

zona de lek. La cuenca visual se definió como el área visible sin obstáculos, hasta un máximo de 2000 m -distancia estimada para delimitar la detectabilidad de un macho en rueda, ver también (Aspbury y Gibson, 2004) desde cualquier punto situado a 1 m de altura sobre el suelo –para simular la altura de la cabeza de un macho en pie- dentro de un cuadrado de 3x3 píxeles centrado en la coordenada del macho –el cuadrado de 9 píxeles pretendió cubrir el área recorrida normalmente por un macho en rueda cuando se desplaza caminando (fase R0) entre fases de rueda completa (R3) (ver descripción de la rueda en capítulo 5).

Resultados

Fenología de ocupación del lek

Los machos migradores - >90 % de los machos marcados en leks de Madrid pasaron parte del año en zonas distintas a la del lek en el que se reprodujeron, (detalles en Alonso et al., 2001; Palacín, 2007) -, se incorporaron al lek entre octubre y febrero, con máximo de llegadas en diciembre (Fig. 2.1). Una vez concluida la fase de apareamiento lo abandonaron entre mayo y julio, con máximo de salidas en la primera mitad de junio (Fig. 2.2). La duración media del periodo de estancia de un macho en el lek fue de 187 días (D.S.= 60.3, mínima 82 días, máxima 259).

Las fechas de llegada al lek y abandono del mismo de cada uno de los machos estudiados, así como sus respectivos periodos de estancia en el lek, difirieron menos entre años que entre individuos (ANOVA de dos factors, individuo y año) . Ello indica una cierta constancia en los patrones fenológicos de permanencia en el lek de cada individuo. Las fechas medias de llegada no se correlacionaron con características fenotípicas de los individuos (fecha de llegada-edad: $r=0.12$, $p=0.646$, $n=17$; fecha de llegada-peso: $r=0.20$, $p=0.442$, $n=16$; fecha de llegada-ala: $r=0.25$, $p=0.340$, $n=16$) ni con su éxito reproductivo (fecha de llegada-tasa de cópula: $r=0.32$, $p=0.240$, $n=14$). Sí se encontró una correlación positiva significativa entre la fecha de abandono del lek y el peso en el momento de la captura (febrero de ese año ($r=0.59$, $p=0.005$, $n=20$ individuos), pero no con otras variables ($r=0.15$, $p=0.500$, con edad, $r=0.28$, $p=0.233$, con ala, y $r=0.18$, $p=0.467$, con tasa de cópula). En cuanto al periodo medio de estancia de un macho en el lek, tampoco se encontraron correlaciones con las características fenotípicas, ni con el éxito reproductivo (respectivamente $r=0.25$, $p=0.369$, $n=14$; $r=0.08$, $p=0.774$, $n=13$; $r=0.05$, $p=0.865$, $n=13$; $r=0.28$, $p=0.397$, $n=10$, para edad, peso, ala y tasa de cópula).

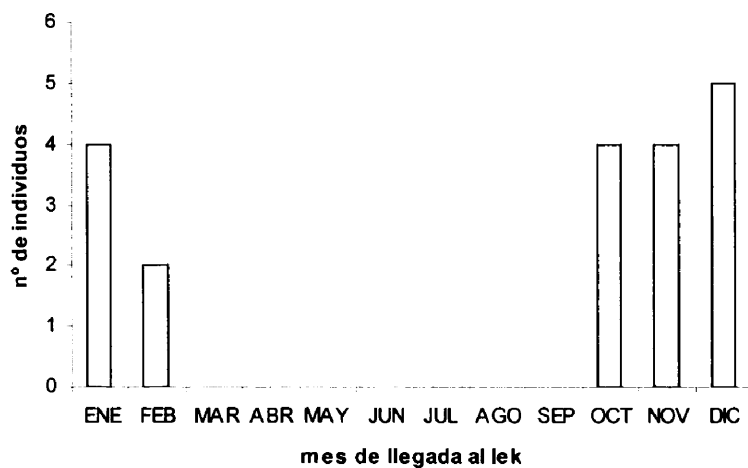


Figura 2.1. Distribución mensual de llegadas de machos migradores al lek (n=19 individuos, valores medios de 1-4 años)

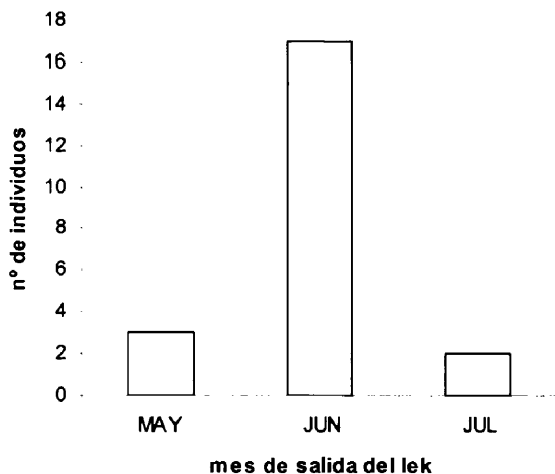


Figura 2.2. Distribución mensual de salidas de machos migradores del lek después de la fase de apareamientos (n=22 individuos, valores medios de 1-4 años)

En cuanto a las hembras, el 51% de las marcadas pasaron parte del año fuera de la zona de lek en lugares de invernada. Otro tipo de movimiento independiente del de invernada es el de nidificación, realizado por algunas hembras que, después de realizar la cópula, se desplazan hacia otros lugares fuera del área de lek para establecer el nido. En el caso de las hembras migradoras (que pasan el invierno fuera del área del lek donde copulan), un 36% de éstas realizan además movimientos de nidificación, mientras que sólo un 11% de las sedentarias (sin movimientos de invernada) realiza este tipo de recorrido hacia lugares de nidificación establecidos fuera del área del lek

Las hembras migradoras llegaron a la zona de lek entre diciembre y abril, con máximo en marzo (Fig. 2.3). Las primeras hembras lo abandonaron a finales de abril, para nidificar en áreas relativamente alejadas (ver capítulo 7 *Comportamiento*

reproductivo de las hembras), aunque las primeras salidas de las que nidificaron en la zona de lek tuvo lugar en agosto -hembras que fallaron en su intento de reproducción-, con un máximo en noviembre (Fig. 2.4).

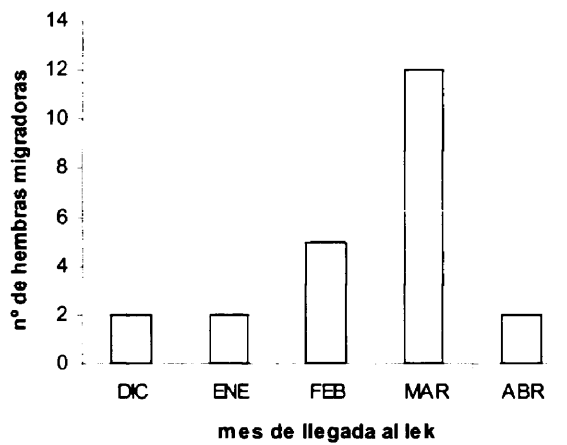


Figura 2.3. Distribuciones mensuales de llegadas al lek en una muestra de hembras migradoras (n= 23 individuos)

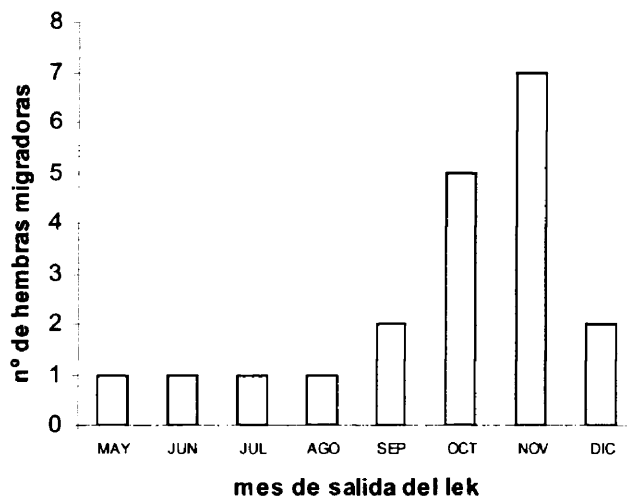


Figura 2.4. Distribuciones mensuales de salidas del lek en una muestra de hembras migradoras (n= 20 individuos)

Las fechas de llegada al lek y abandono del mismo de cada una de las hembras estudiadas, así como sus respectivos periodos de estancia en el lek, difirieron menos entre años que entre individuos (ANOVA de dos factores, individuo y año).

Fidelidad interanual al lek

Sólo 6 de 38 machos marcados de adultos realizaron algún movimiento de dispersión reproductiva durante el periodo de estudio, en 4 casos definitiva, en los otros 2 sólo temporal, ya que ambos machos retornaron al lek original. El 84% restante se mantuvieron fieles al lek en el que fueron observados en la primera primavera tras su captura (Tabla 2.1). En cuanto a los machos de edad conocida (marcados de pollos), 4 de un total de 14 efectuaron al menos un cambio de lek, aunque 2 de ellos lo hicieron entre su 3ª y 4ª primaveras, cuando realmente aún deberían ser considerados inmaduros, y los otros 2 entre su 4ª y 5ª primaveras. Si sólo se consideran estos 2 últimos casos como dispersión reproductiva adulta, el 84% fueron fieles al lek una vez adultos. En 2 casos los machos permanecieron en el nuevo lek el resto de años estudiados, en los otros 2 regresaron al lek original al año siguiente (Tabla 2.2). La comparación de ambas muestras sugiere que entre su 3er y 5º años de edad los machos muestran aún una cierta tendencia a cambiar de lek, pudiéndose interpretar algunos de estos cambios, especialmente los que tuvieron lugar a edades de 3-4 años, como dispersiones natales, resultado de movimientos tardíos de la fase de dispersión juvenil-inmadura. En cualquier caso, parece claro que existe un aumento de la fidelidad al lek entre la edad inmadura y la adulta, generalizándose dicha fidelidad a partir del 4º-5º año de vida.

Las dispersiones reproductivas fueron en general a leks vecinos (4 de los 10 casos, Tablas 2.1 y 2.2) o cercanos al de origen (<30 km, 5 casos), aunque existió un caso excepcional, en el que un macho se exhibió en su primer año de seguimiento en el lek Ribatejada-Valdetorres, y en los 5 años siguientes en otro en la provincia de Guadalajara, a unos 150 km al Noreste. En estos últimos años, sin embargo, permaneció en el lek de Ribatejada-Valdetorres hasta fechas muy avanzadas (segunda mitad de marzo).

Tabla 2.1. Fidelidad al lek de machos de edad desconocida (capturados de adultos). n = nº de individuos controlados en cada primavera

	año 1	año 2	año 3	año 4	año 5	año 6
n	38	38	29	15	8	5
cambia de lek por 1ª vez	-	5	1	0	0	0
vuelve al lek de origen	-	-	1	1	0	0
cambia de lek por 2ª vez	-	-	0	0	0	0

Tabla 2.2. Fidelidad al lek en machos de edad conocida (capturados de pollos) a partir de su 3ª primavera. n = nº de individuos controlados en cada primavera. En este estudio consideramos a los machos adultos ya en su 4ª primavera, cuando está a punto de cumplir 4 años de edad

	3ª prim	4ª prim	5ª prim	6ª prim	7ª prim
n	14	14	13	9	4
cambia de lek por 1ª vez	-	2	2	0	0
vuelve al lek de origen	-	-	1	1	0
cambia de lek por 2ª vez	-	-	0	0	0

El 94% de las hembras marcadas de adultas visitaron el mismo lek en primavera en los distintos años del periodo de estudio (Tabla 2.3). Los dos únicos casos de dispersión reproductiva observados fueron entre la edad de 3 y 4 años, y en ninguno de los dos casos el lek de destino fue el más cercano al de origen; en un caso se localizó en la zona de invernada del año anterior y en el otro en un lugar intermedio. En ambos casos, las hembras fracasaron en su intento de cría el año anterior al cambio de lek. En el primero de ellos la hembra llegó a completar, en su primera primavera, el periodo de incubación de los huevos, aunque el pollo nacido no sobrevivió hasta el mes de julio. En el año previo al cambio de lek fue vista en bando durante toda la primavera. La segunda hembra realizó dos dispersiones en años consecutivos, con un intento de cría cada una de las tres primaveras previas al cambio de lek, sin conseguir completar el periodo de incubación en ninguna de ellas.

En cuanto a las hembras capturadas a edad juvenil, se produjeron dos cambios de lek (Tabla 2.4), si bien dichos cambios se pueden interpretar como dispersiones juveniles tardías, más que como dispersiones reproductivas propiamente dichas, ya que ninguna de la dos hembras implicadas nidificó en los años anteriores al mencionado cambio, es decir, no hay constancia de que se hubiesen establecido como reproductoras. La primera de dichas hembras fue sedentaria a partir de su cuarta primavera, habiendo realizado intentos de cría todos los años en la misma zona en la que pasó el resto del año. La segunda murió tras el primer intento de cría. En conclusión, las hembras adultas guardan una gran fidelidad al lek en el que realizan su primer intento de cría.

Algunas hembras visitaron dos leks a lo largo de una misma primavera, lo que fue más frecuente entre las de menor edad (2ª-3ª primaveras, 5 de 14 casos, Tabla 2.4; sólo 1 de 33 casos en la Tabla 2.3, precisamente el de la hembra que realizó 2 dispersiones, que visitó su último lek de destino además del de origen en la primavera anterior a su segundo cambio) que entre las de edad más avanzada (4ª-6ª primaveras, 1 de 11 casos, Tabla 2.4). Ello sugiere que a edades más tempranas las hembras aún no han adquirido el mismo grado de fidelidad al lek que caracteriza a las adultas.

Tabla 2.3. Fidelidad al lek de hembras de edad desconocida (capturadas de adultas) . n = nº de individuos controlados en cada primavera

	año 1	año 2	año 3	año 4
n	33	33	13	3
cambia de lek por 1ª vez	-	1	1	0
vuelve al lek de origen	-	-	0	0
cambia de lek por 2ª vez	-	-	1	0

Tabla 2.4. Fidelidad al lek en hembras de edad conocida (capturadas de pollos) a partir de su 2ª primavera

	2ª prim	3ª prim	4ª prim	5ª prim	6ª prim
n	14	14	11	7	5
cambia de lek por 1ª vez	-	0	2	0	0
vuelve al lek de origen		-	0	0	0
cambia de lek por 2ª vez		-	-	0	0

La elevada fidelidad al lek por parte de ambos sexos se tradujo en una escasa variación interanual en las cantidades de individuos presentes en primavera en cada uno de los leks estudiados (Tabla 2.5). La constancia interanual fue especialmente notable en el caso de los machos mayores de un año, ya que en las otras cantidades (totales de machos y hembras) influye la variación interanual en la cantidad de jóvenes nacidos el año anterior, que es bastante amplia en esta especie (Alonso et al, datos inéditos).

Áreas de campeo de machos y hembras en los meses anteriores a las cópulas

A lo largo de los tres meses anteriores a las cópulas los machos se mantuvieron bastante agrupados, generalmente en un único bando, que en ocasiones y temporalmente se disgregaba en varios (ver tamaño medio de bando en (Fig. 2.7), moviéndose por una zona muy concreta del área de lek, a la que se mantuvieron bastante fieles entre años (Fig. 2.5). La superficie media recorrida por el bando de machos en los meses anteriores a las cópulas fue de 27.6 ha en el lek de Ribatejada-Valdetorres, 111.5 ha en el de Talamanca-Valdetorres y 66.0 ha en el de Camarma. En cuanto a las hembras, sus áreas de campeo fueron mayores en esta estación del año, siendo numerosos los individuos que durante los meses de febrero y marzo realizaron desplazamientos cortos entre leks cercanos. La superficie media recorrida por las hembras fue de 482.4 ha (n= 5 hembras) en el lek de Ribatejada-Valdetorres, 1572.9 ha (n= 8) en el de Talamanca-Valdetorres y 1304.1 ha (n= 9) en el de Camarma. En varios casos los recorridos de estas hembras abarcaron más de un lek, aunque sólo consideramos aquellas hembras con desplazamientos dentro de la ZEPA, excluyendo las migradoras que en esas fechas aún no han llegado a sus leks.

Tabla 2.5. Cantidades de machos y hembras presentes en primavera en los leks de Madrid en el periodo 1998-2003. Basada en Alonso et al. (2003).

	1998					1999					2000					2001					2002					2003				
	MM	M>1a	HH	TOT	MM	M>1a	HH	TOT	MM	M>1a	HH	TOT	MM	M>1a	HH	TOT	MM	M>1a	HH	TOT	MM	M>1a	HH	TOT	MM	M>1a	HH	TOT		
Tal-Val	75	56	206	281	79	73	251	330	78	75	257	335	68	68	178	246 ³	68	67	229	297	69	66	192	261						
Rib-Val	14	12	39	53	15	12	37	52	16	14	39	55	12	12	28	40 ³	12	12	33	45	27	19	123	150						
Meco	10	10	30	40	7	7	25	32	13	12	41	54	10	9	55	65	10	9	53	63	9	9	16	25						
Daganzo	30	18	108	138	30	30	57	87	43	39	99	142	24	24	118	142	34	32	87	121	38	32	95	133						
Cam-Dag	48	36	79	127	43	41	64	107	29	27	70	99	40	40	46	86	38	38	43	81	43	37	105	148						
Canama	22	17	41	63	34	32	84	118	24	24	78	102	27	27	87	114	24	24	61	85	23	21	89	112						
Cobaña	16	4	27	43	7	4	47	54	4	2	28	32	1	1	27	28	3	1	37	40	0	0	19	19						
Campo Real	50	38	74	124	48	48	121	169	48	46	108	156	44	44	117	161	47	45	90	137	47	46	112	159						
Estr-Fuent	20	17	24	44	17	17	11	28	14	13	18	32	15	15	6	21	6	6	18	24	23	22	38	61						
Pinto	34	28	57	91	23	23	16	39	13	13	25	38	15	14	38	53	13	11	49	62	13	13	49	62						
T. V. Este ⁴	37	33	54	91	31	30	28	59	41	41	61	102	35	35	71	106	39	39	43	82	44	42	44	88						
T. V. Oeste ⁴	8	4	41	49	21	21	38	59	15	15	29	44	17	16	44	61	17	17	29	46	20	19	58	78						
Aranjuez	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	11	14	0	0	12	12	0	0	0	0	1	1	1	2						
Otra zonas ²	4	2	20	24	2	2	12	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
Total	368	275	800	1168	357	340	791	1148	341	324	864	1205	308	305	827	1135	311	301	772	1083	357	327	941	1298						

Tal-Val= Talamanca-Valdetorres, Rib-Val= Ribatejada-Valdetorres, Cam-Dag= Camarma-Daganzo, Estr-Fuent= Estremera-Fuentidueña, T.V.= Torrejón de Velasco. ¹ zonas no censadas ese año; ² áreas en las que se observan Avutardas Comunes ocasionalmente en primavera, aunque no existe un lek establecido; ³ unas 50-70 hembras no habían llegado a estos núcleos reproductivos desde sus áreas de invernada de Daganzo, Camarma, Campo Real y algunas otras áreas de fuera de Madrid, según datos de individuos marcados con emisores de radio (datos propios inéditos); ⁴ estos dos leks fueron considerados como uno solo en Martín et al. (1999).

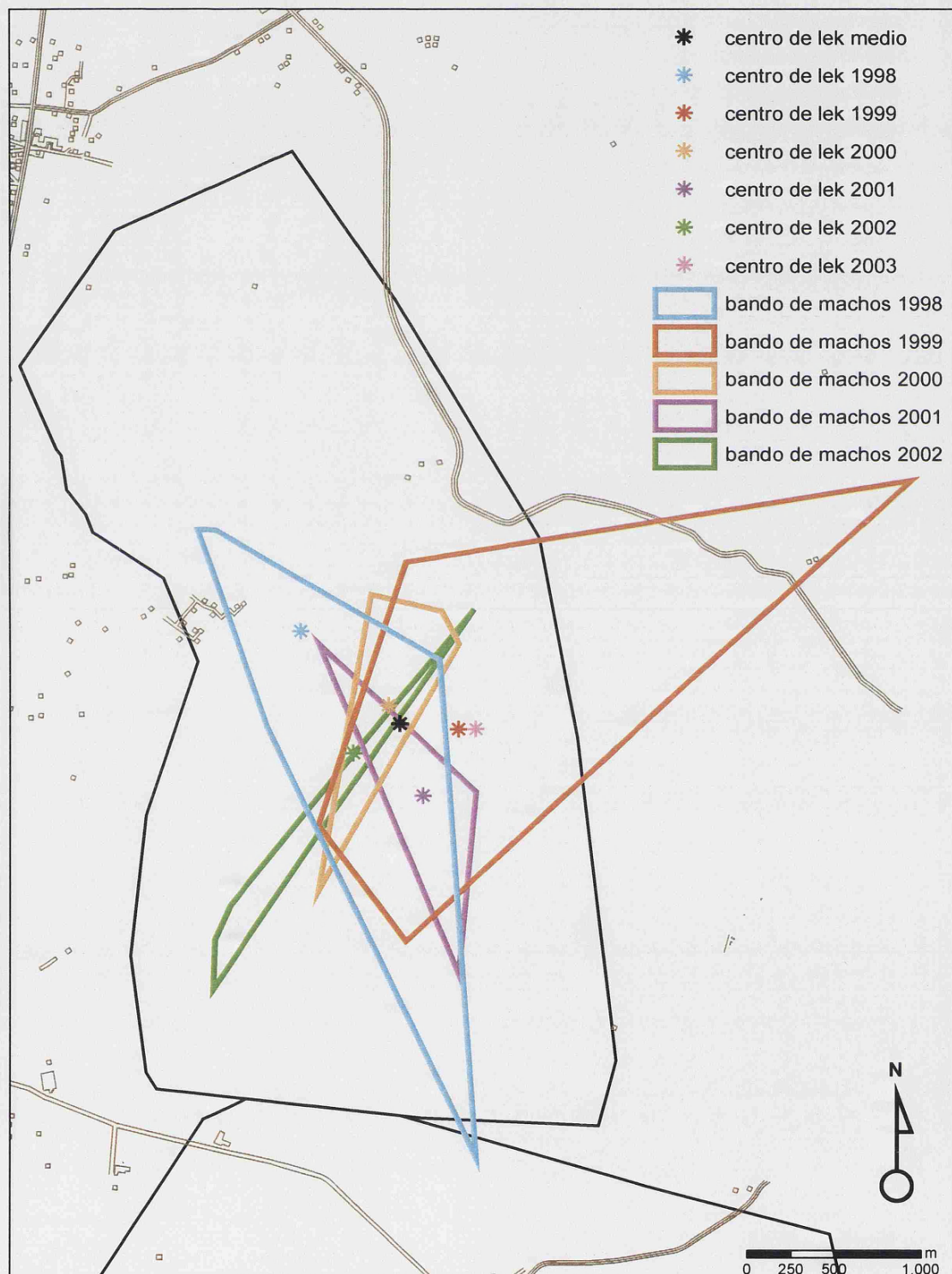


Figura 2.5.a. Área de campeo del bando (o bandos) de machos en los meses anteriores a las cópulas (1 de febrero a 15 de abril) en el lek Talamanca-Valdetorres a lo largo de los años estudiados. Se representa el centro de lek 2 en cada año (asteriscos) y el *área de lek* (línea negra, definición en métodos).

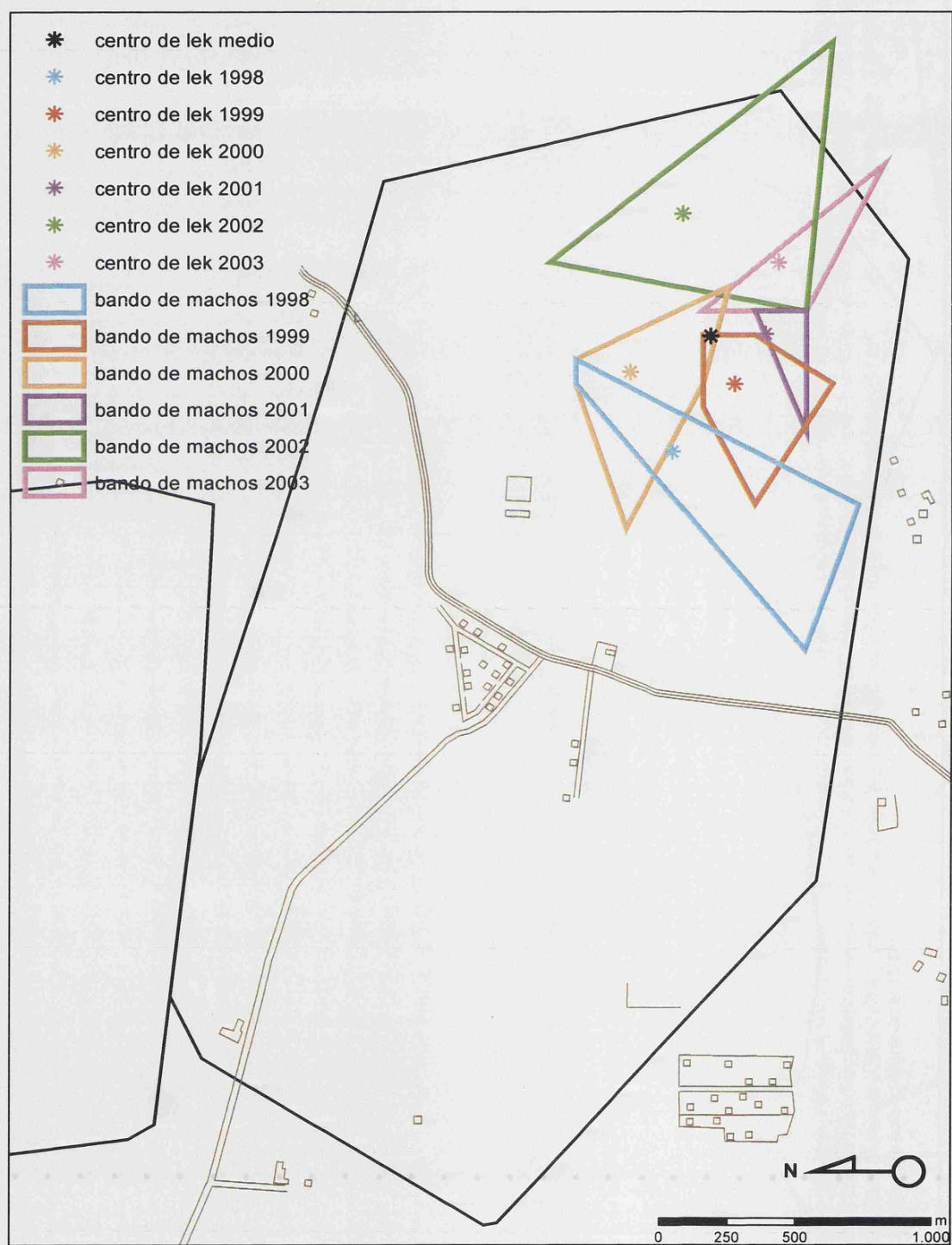


Figura 2.5.b. Área de campeo del bando (o bandos) de machos en los meses anteriores a las cópulas (1 de febrero a 15 de abril) en el lek Ribatejada-Valdetorres a lo largo de los años estudiados. Se representa el centro de lek 2 en cada año (asteriscos) y el *área de lek* (línea negra, definición en métodos).

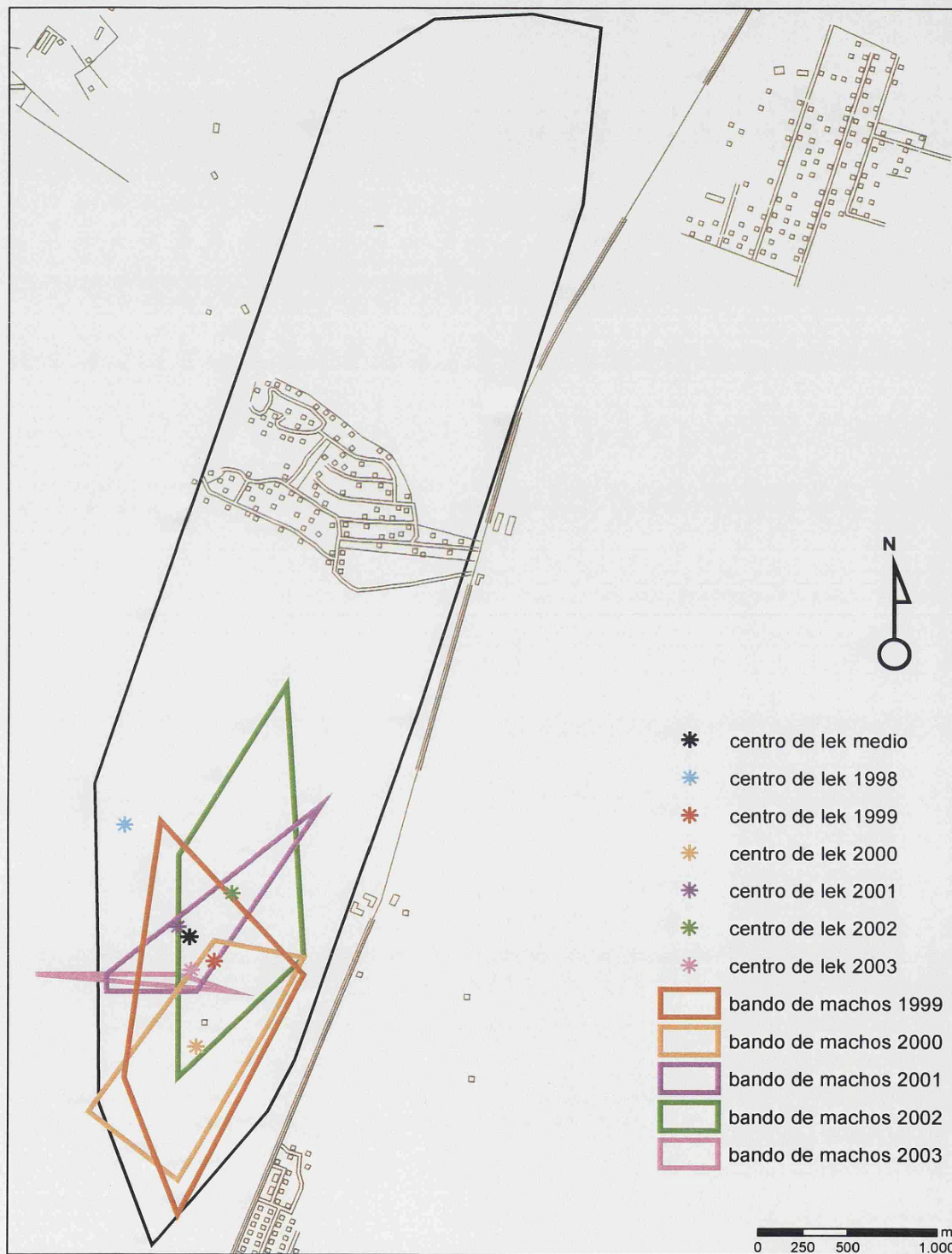


Figura 2.5.c. Área de campeo del bando (o bandos) de machos en los meses anteriores a las cópulas (1 de febrero a 15 de abril) en el lek de Camarma a lo largo de los años estudiados. Se representa el centro de lek 2.

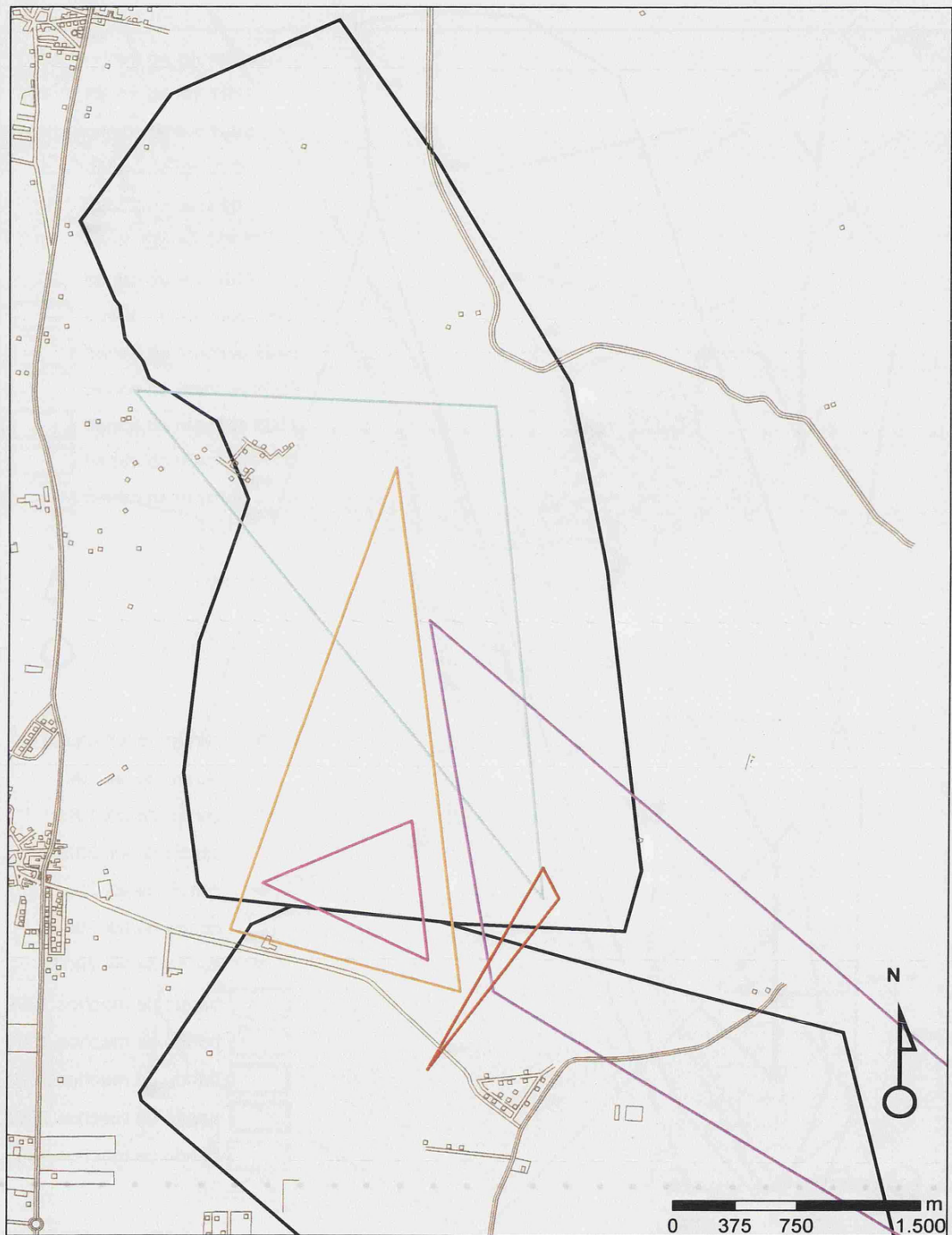


Figura 2.6.a. Áreas de campeo de una muestra de 5 hembras en los meses anteriores a las cópulas (febrero y marzo) en 1999 en Talamanca-Valdetorres; cada polígono coloreado representa una hembra diferente. Obsérvense los movimientos entre el lek de Talamanca-Valdetorres y el vecino Ribatejada-Valdetorres, e incluso hacia el lek de Camarma (polígono morado).

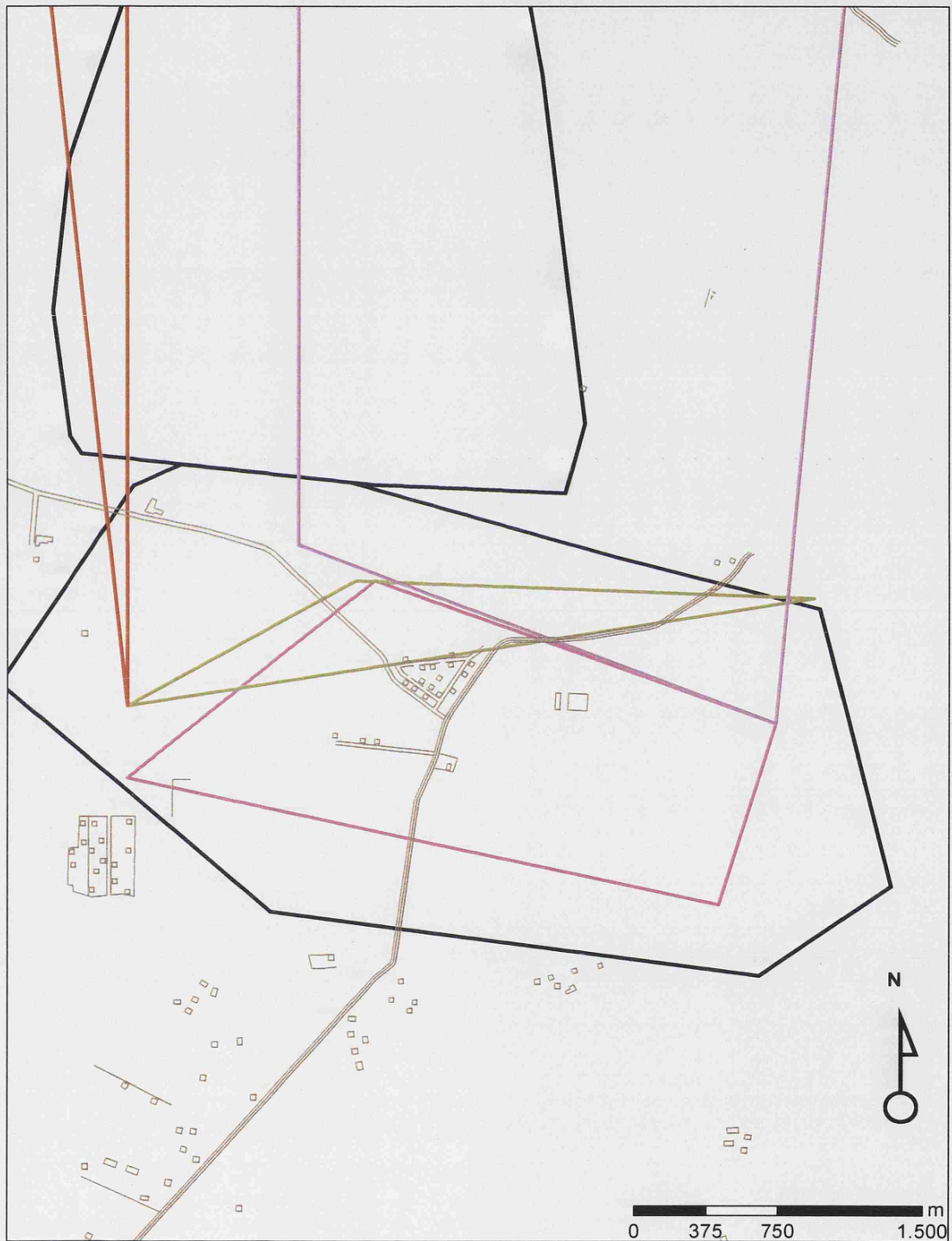


Figura 2.6.b. Áreas de campeo de una muestra de 4 hembras marcadas en los meses anteriores a las cópulas (de febrero y marzo) en Ribatejada-Valdetorres; cada polígono coloreado representa una hembra diferente. Obsérvense los movimientos entre el lek de Ribatejada-valdetorres y el vecino Talamanca- Valdetorres.

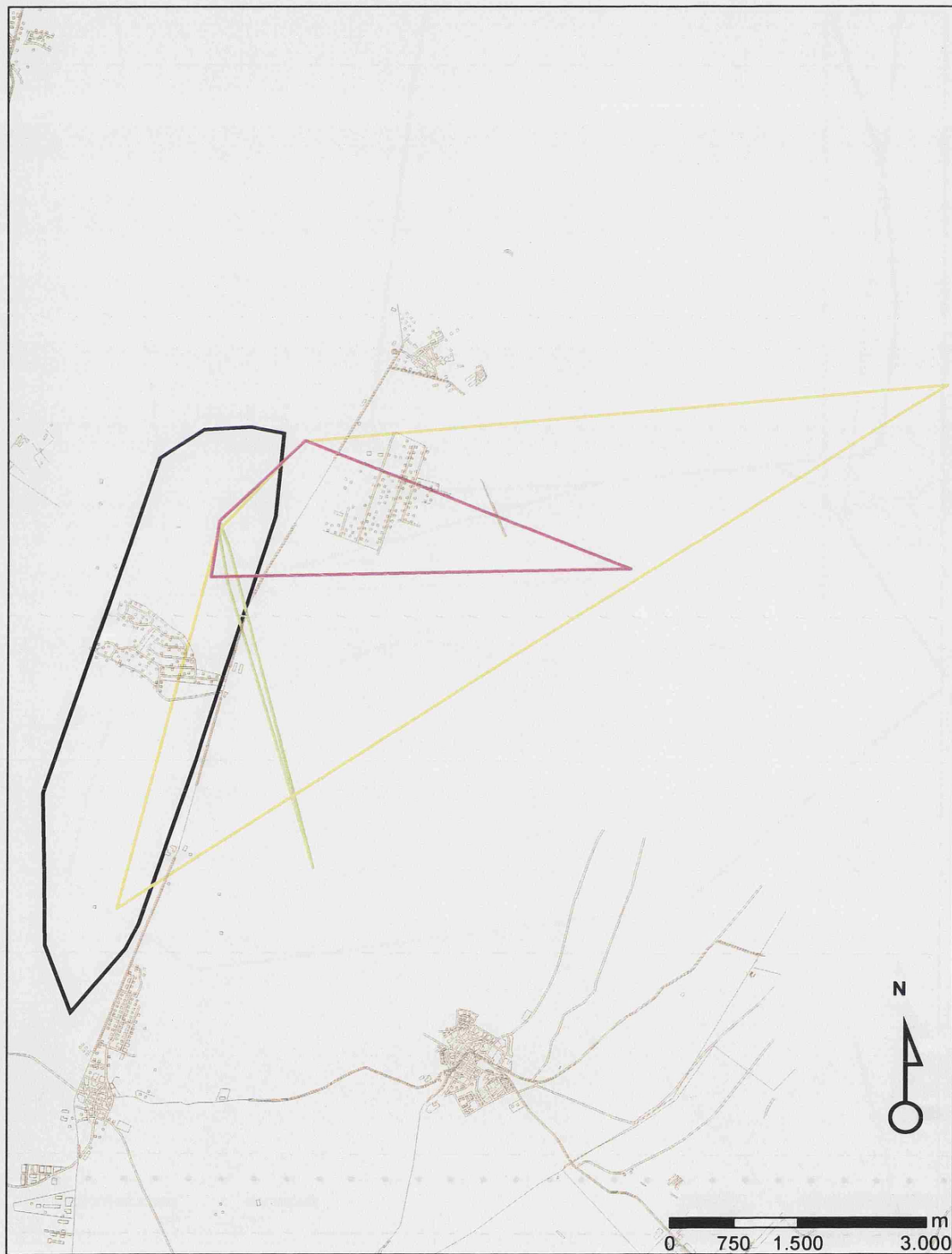


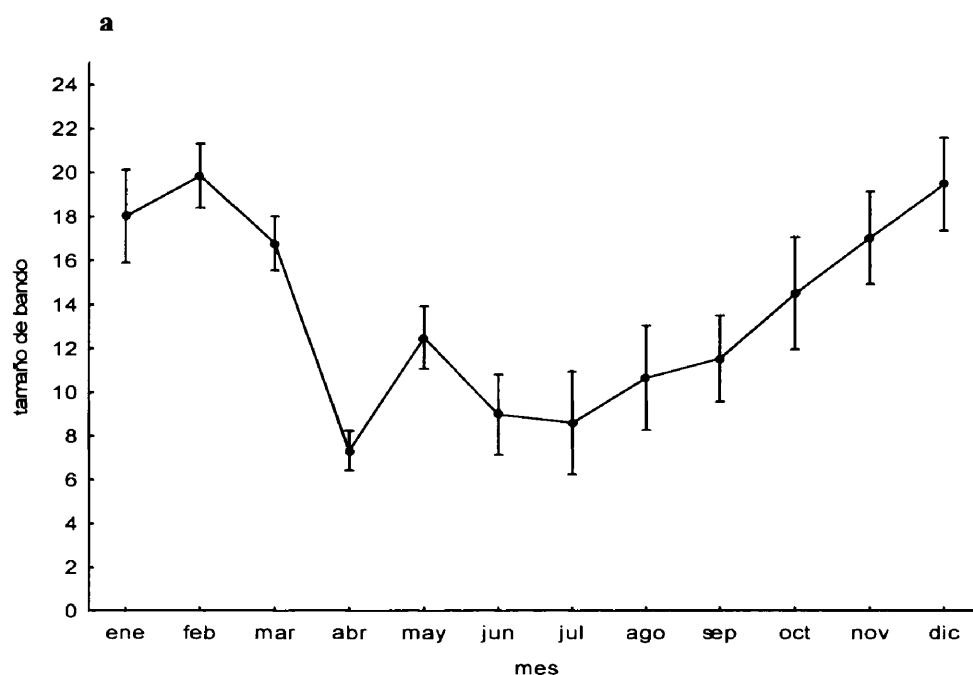
Figura 2.6.c. Áreas de campeo de una muestra de 3 hembras marcadas en los meses anteriores a las cópulas (febrero y marzo) en el lek de Camarma. Cada polígono coloreado representa una hembra diferente. Obsérvense los movimientos entre el lek de Camarma y el vecino de Meco.

Variación estacional del grado de agregación de machos y hembras en la zona de lek

El tamaño medio de bando varió en los machos a lo largo del año, alcanzando valores mínimos en abril (Fig. 2.7.a). La disminución del tamaño medio fue muy rápida entre finales de marzo y mediados de abril, coincidiendo con el inicio de la fase de cópulas, y más marcada en la muestra de bandos de machos adultos que en la de inmaduros (Figs. 2.7.b y c). En adultos se alcanzó un valor mínimo en la tercera semana de abril de sólo 2.1 individuos (tamaño modal = 1), frente a 9.3 individuos en los bandos con inmaduros en la última semana de dicho mes. Es decir, mientras que la mayor parte de los adultos acabaron independizándose del grupo a lo largo de abril para exhibirse como machos solitarios, los inmaduros siguieron agrupados en tamaños modales de bando que oscilaron alrededor de unos 10 individuos. A partir de la primera semana de mayo se observó de nuevo un aumento en el tamaño medio de bando en ambas clases de edad, reflejando la reagrupación de todos los machos del lek, generalmente en un único bando, tras la fase de cópulas. En concordancia con estos resultados, la cantidad de machos solitarios aumentó entre la primera y la tercera semana de abril, disminuyendo luego gradualmente hasta la primera semana de mayo (Figs 2.8 a,b,c).

Estos datos (disminución brusca del tamaño medio de bando, que se traduce en un aumento de la cantidad de machos solitarios) reflejan la llamada '*explosión del lek*', cuyas fechas medias -que aquí hemos definido como aquellas en las que el porcentaje de machos solitarios pasó de un 20% a un 50%- oscilaron poco, tanto entre años como entre leks: entre 2 y 14 de abril (media = 8 de abril) en el lek Ribatejada-Valdetorres), entre 6 y 10 de abril (media = 9) en el lek Camarma, y entre 3 y 14 de abril (media = 6 de abril) en el lek Talamanca-Valdetorres.

La distancia media entre machos solitarios en la fecha de máxima dispersión de los mismos fue de 265.3 m (SD= 206.5, n= 424 pares de individuos)



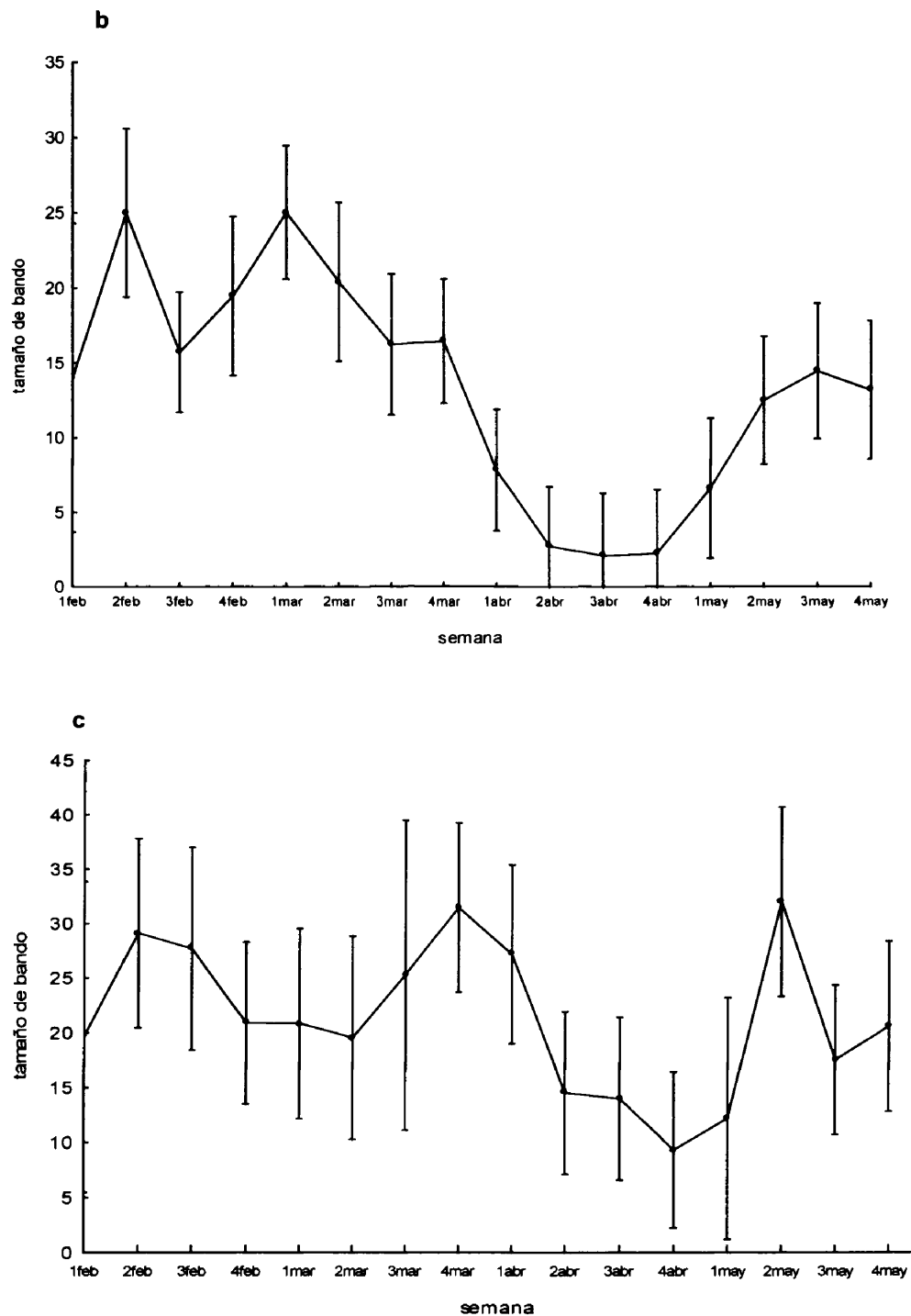


Figura 2.7. Variación estacional del tamaño medio de bando de machos: (a) a lo largo del año (datos de bandos que contenían algún individuo marcado, $F_{(11,2516)} = 34.657$ $p < 0.001$); (b) y (c): detalle a lo largo de la estación reproductiva, respectivamente bandos con individuos adultos, ≥ 4 años ($F_{(15,387)} = 10.329$ $p < 0.001$), e inmaduros, < 4 años ($F_{(15,120)} = 2.8208$ $p < 0.001$). Se representan valores medios e intervalos de confianza del 95%). Datos de 1998 a 2003.

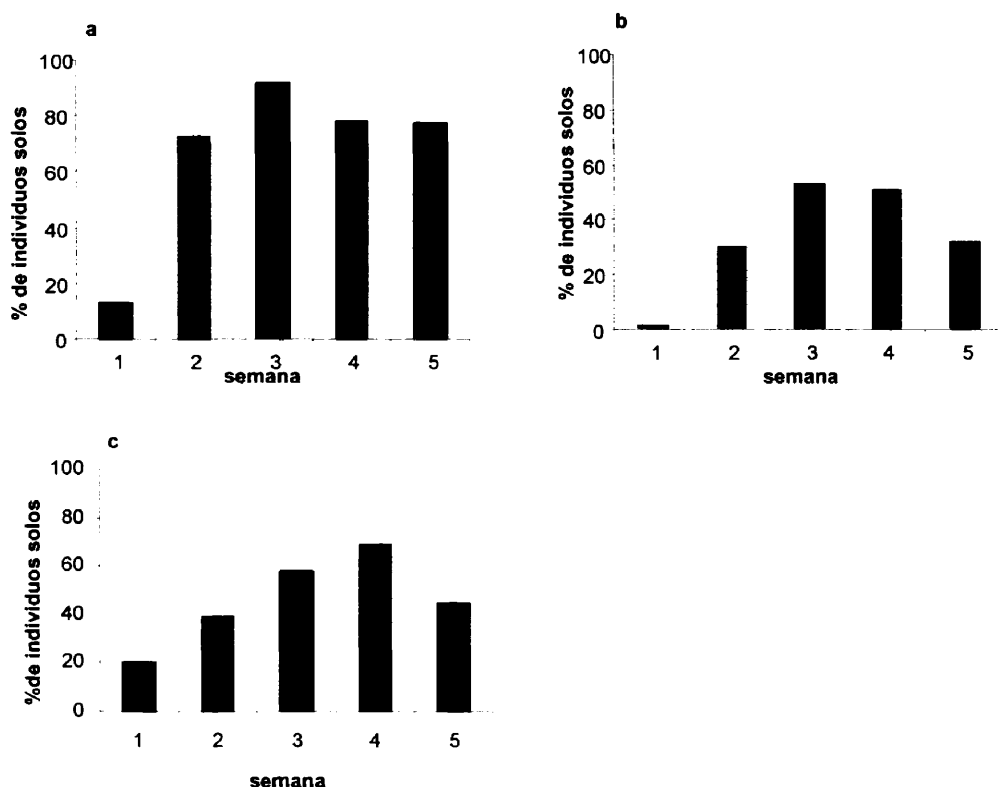


Figura 2.8 Variación de la cantidad de machos solitarios a lo largo de la estación reproductiva en los tres leks estudiados más intensivamente: (a) Ribatejada-Valdetorres, (b) Camama, (c) Talamanca-Valdetorres. Datos de 1998 a 2003.

En las hembras el tamaño de bando también experimentó una variación estacional significativa (Fig. 2.9), disminuyendo a lo largo de la primavera, para alcanzar mínimos cercanos a uno en el mes de mayo, durante la incubación (Fig 2.10). En abril, durante la fase de cópulas, los tamaños medios disminuyeron progresivamente entre unas 12-14 y unas 6 hembras. Posteriormente, las hembras sin éxito en la cría se unieron en grupos cada vez mayores a lo largo del verano-otoño, hasta alcanzar de nuevo máximos en invierno (Fig. 2.9). En concordancia con lo anterior, la cantidad de hembras solitarias fue aumentando a lo largo de los meses de abril y mayo, quedando en bando a finales de este último mes sólo las inmaduras, además de algunas pocas adultas que no llevaron a cabo intento reproductor (ver capítulo 7 *Comportamiento reproductivo de las hembras*), ascendiendo dicha suma, en promedio, a un 15% de la muestra de marcadas a finales de mayo (Fig 2. 10.).

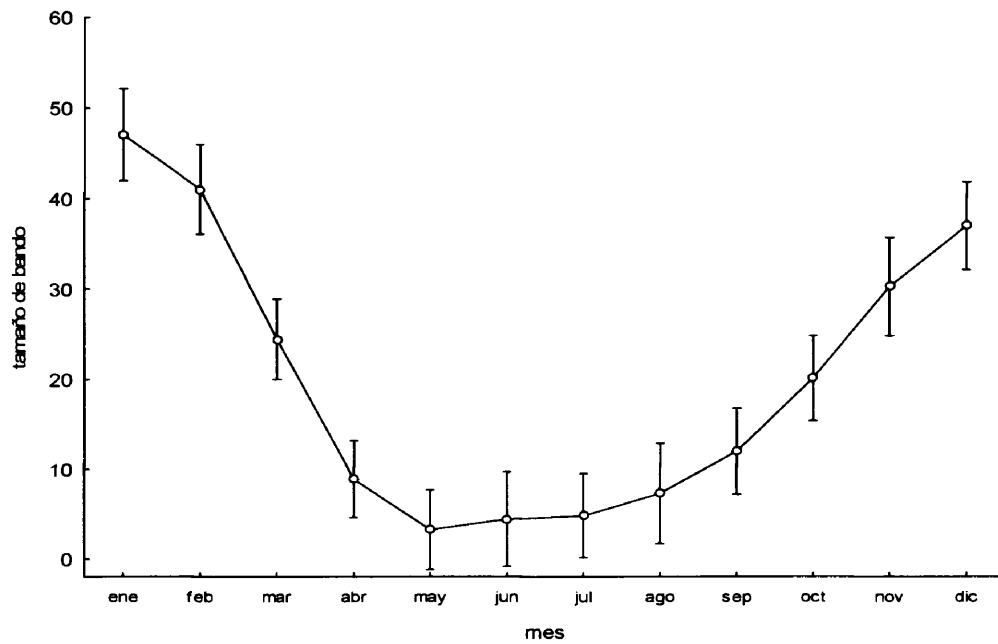


Figura 2.9. Variación estacional del tamaño medio de bando de hembras a lo largo del año (datos de bandos con algún individuo marcado en el periodo 1998-2003, $F_{(11,517)} = 39.029$, $p < 0.001$). Se representan valores medios e intervalos de confianza del 95%.

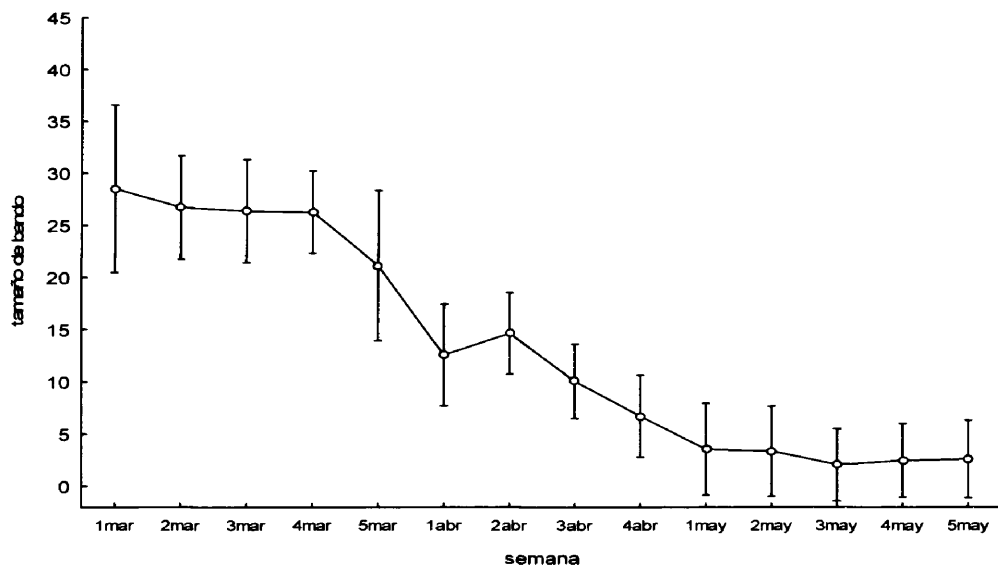


Figura 2.10. Variación de la cantidad de hembras solitarias a lo largo de la estación reproductiva (meses de marzo, abril y mayo), $F_{(13,389)} = 19.950$, $p < 0.001$). Se representan valores medios e intervalos de confianza del 95%.

Dispersión respecto al centro del lek

La dispersión de los machos desde el *centro del lek* –definido éste como la localización media del bando de machos en marzo, antes de la disgregación del mismo– aumentó a lo largo del mes de abril hasta un valor medio de unos 2 km (Figs 2.11 y 2.13). Antes de dicho aumento, el bando de machos permaneció relativamente cerca del centro de lek (Fig. 2.11). En las hembras la dispersión media respecto al centro del lek fue relativamente alta y con gran varianza a primeros de marzo, fecha en la que aún no habían llegado al lek todas las migradoras, hallándose algunas en esa fecha todavía en zonas de invernada lejanas (a 80-100 km), y muchas de las sedentarias se encontraban a distancias considerables del centro del lek, que en esas fechas suele ser mucho más frecuentado por los machos (compárense las Figs 2.12, 2.9 y 2.13 para hembras con las Figs 2.11, 2.8 y 2.13 para machos). La dispersión de las hembras disminuyó hasta llegar al máximo acercamiento al centro del lek en la primera semana de abril, momento en el que la distancia media de las hembras a dicho centro coincidió con la de los machos en su semana de máxima dispersión (unos 2 km). A lo largo de abril se mantuvo en torno a dicho valor, para aumentar significativamente a lo largo de mayo, mes en el que las hembras se dirigieron a sus nidos, muchos de ellos fuera de la zona de lek (capítulo 8 *Selección del área de nidificación*).

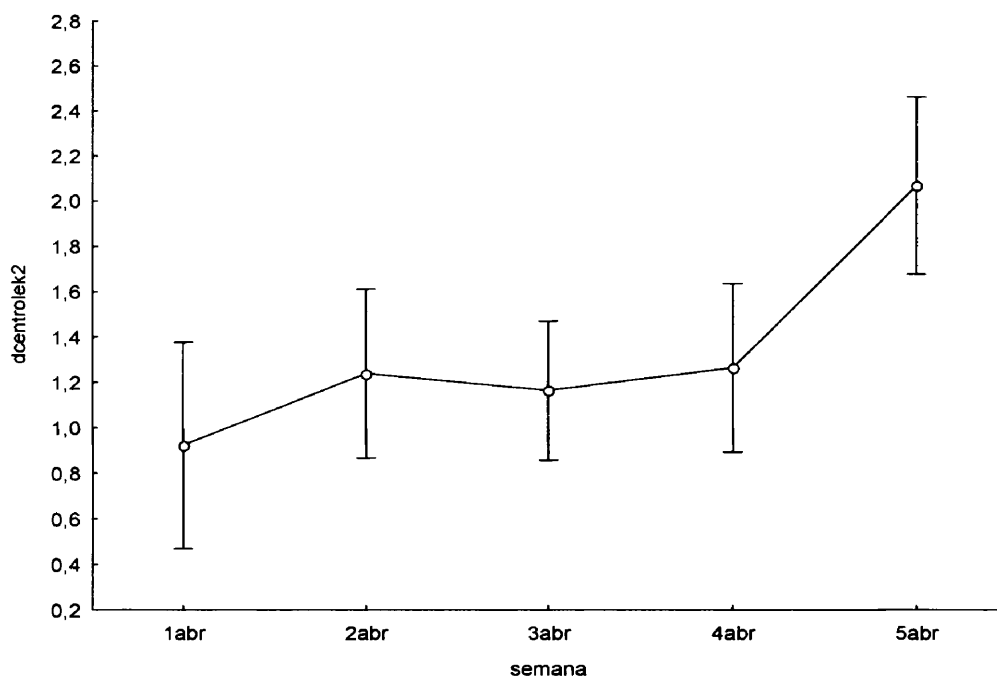


Figura 2.11. Variación, a lo largo del mes de abril, de la dispersión media de los machos respecto al *centro de lek 2* (localización media del bando de machos en marzo, antes de la disgregación del mismo) (promedios 1998-2003 para el conjunto de los tres leks estudiados ($F_{(4,2121)}=4.5435$ $p=0.001$; la variación siguió el mismo patrón y fue significativa en cada uno de ellos por separado: Ribatejada-Valdetorres, $F_{(4,240)}=7.4818$, $p<0.001$; Talamanca-Valdetorres, $F_{(4,1439)}=3.8880$ $p=0.003$; y Camarma, $F_{(4,363)}=12.178$, $p<0.001$). Se representan valores medios e intervalos de confianza del 95%. El valor cero de ordenadas indica la localización del bando de machos en marzo.

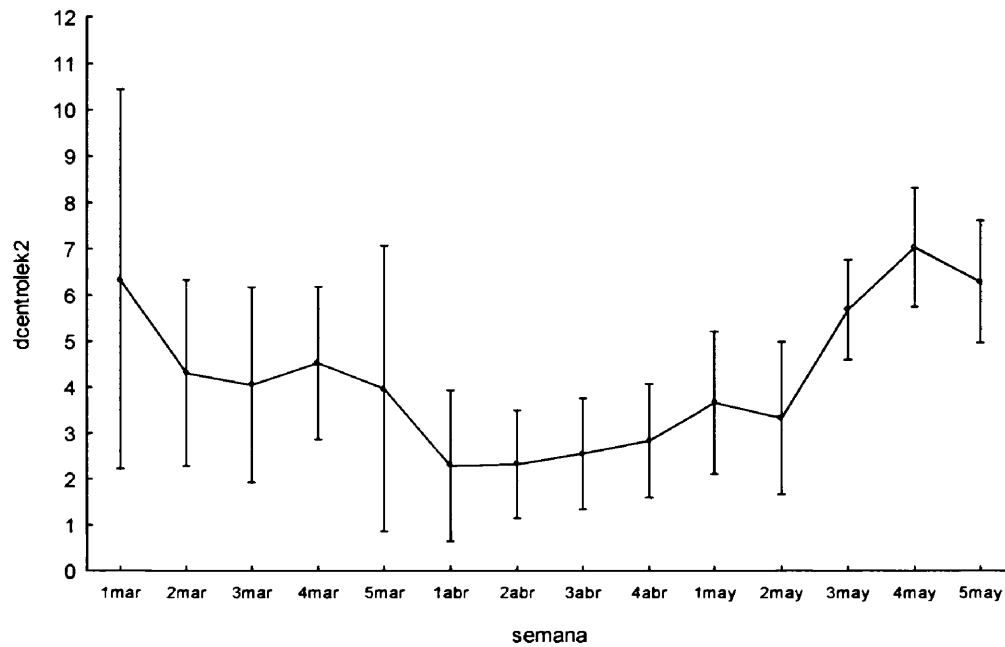


Figura 2.12 Variación de la dispersión media de las hembras respecto al *centro del lek 2* (localización media del bando de machos en marzo, antes de la disgregación del mismo) a lo largo de la estación reproductiva (marzo-mayo). Se representan valores medios e intervalos de confianza del 95%, (datos de 61 hembras marcadas seguidas en el periodo 1998-2003; $F_{(13,828)} = 5.0173$ $p < 0.001$).



Figura 2.13.. Ejemplo del proceso de *explosión del lek* en el lek Talamanca-Valdetorres. Datos semanales de distribución de machos (puntos rojos) y hembras (puntos negros) entre finales de marzo y la última semana de abril. El tamaño de los círculos refleja el número de individuos de cada bando (los de menor diámetro representan bandos de 1-3 individuos, los de mayor diámetro corresponden a bandos de >3 individuos).

Las zonas de exhibición de los machos

Tamaño de las zonas, fidelidad interanual a las mismas y solapamiento entre los machos del lek:

Después de la explosión del lek los distintos machos del mismo ocuparon sus respectivas zonas de exhibición. Éstas fueron de tamaño muy variable (valor medio= 31.4 ha, Tabla 2.6, y representaron sectores relativamente pequeños de la zona de lek (valor medio= 2.99% de la superficie del lek). Además, las zonas de exhibición de los distintos machos marcados solaparon bastante entre sí (valor medio= 30.0%), lo que, teniendo en cuenta que los marcados representaron en promedio sólo un 11% del total de machos presentes en el lek, sugiere que el solapamiento real de zonas de exhibición entre machos fue mucho mayor (ver mapas del Apéndice 1). Otros parámetros que reflejan solapamiento entre machos son los relativos a las cantidades de machos solitarios vistos dentro de la zona de exhibición de un marcado. En promedio, el 17.9% de los machos solitarios del lek se encontraban en un momento dado dentro de los límites de la zona de exhibición de un macho marcado, a razón de 0,10 machos solitarios / ha dentro de dicha zona, densidad 8.9 veces mayor que la densidad media de machos solitarios en el conjunto de la superficie definida como área de lek (Tabla 2.6). Ello indica que otros machos no marcados fueron en general tolerados por los marcados cuando se encontraban dentro de sus zonas de exhibición, aunque hubo casos en que no fue así (ver epígrafe *Tasas de agresión* más abajo).

Los resultados anteriores muestran que la distribución de los machos en el área de lek no fue uniforme, sino agregada, y que sus áreas de campeo durante la fase de exhibición en solitario solaparon, en general, ampliamente. Sin embargo, los valores de los parámetros mencionados presentaron amplios márgenes de variación individual, que estuvo relacionada con la de otros parámetros relativos a cantidad de recursos, densidades de hembras y machos en la zona de exhibición propia, y, en última término, con el éxito reproductivo individual de cada uno de los machos (ver más abajo, *Correlaciones entre parámetros de las zonas de exhibición*).

Los machos se mantuvieron en general relativamente fieles a sus zonas de exhibición a lo largo de la estación y también en años sucesivos, con un valor de solapamiento interanual medio de 25.6%. Todos los machos adultos se exhibieron en las mismas zonas año tras año, con dos excepciones: la primera, el macho LvB97, utilizó en 1999 un sector del lek diferente al de otros años; sin embargo, el resto de años este macho se mostró marcadamente fiel a su zona de exhibición habitual, teniendo en cuenta que la misma se encontraba a unos 4 km al Norte del centro del lek, claramente separada de la de la mayor parte de los otros machos; la segunda excepción fue la del TvB97, aunque en este caso el valor cero correspondió un único dato de este macho a la edad de 4 años, es decir, recién incorporado a la categoría adulto, y que quizá por ello no tenía aún excesiva querencia por una zona concreta de exhibición, si bien permaneció posteriormente, incluso una vez finalizado el presente estudio, en la misma zona de exhibición (datos propios) (Tabla 2.6). Aunque la fidelidad interanual es más difícil de apreciar en leks pequeños, como Ribatejada-Valdetorres o Camarma (respectivamente 13 y 27 machos mayores de un año, en promedio a lo largo del periodo de estudio), en el lek Talamaca-Valdetorres, con 71 machos y un área de lek

más extensa, la fidelidad se apreció bien en algunos casos concretos, en los que el macho no visitó más que su zona de exhibición habitual (caso del RosconA96, ver sus zonas en distintos años en Apéndice 1).

En uno de los leks (Ribatejada-Valdetorres), algunos machos utilizaron, además de la zona de exhibición principal en la zona central del lek, otra zona de exhibición secundaria (2 machos lo hicieron en 1998, 1 de ellos también en 2000), seguramente atraídos por las hembras que, en cantidades mayores que otros años, utilizaron dichos sectores, llegando las cantidades de hembras en ellos a superar en algunas fechas a las que se contaron en el sector principal del lek (ver Apéndices 1.2 y 1.8). En los dos machos que utilizaron zonas secundarias en dos años, también hubo una notable fidelidad a la zona secundaria entre ambos años.

Tabla 2.6. Valores de distintos parámetros de las zonas de exhibición de cada uno de los machos marcados estudiados. Ver definiciones detalladas en Métodos.

	edad	peso	exten	fidelid	solap	% rec1	% rec2	h<500	m<500	cuota h<500	% h	dh	drelh	%m	dm	drelm	Tag	Tag dadas	distM	Tcop
3nAti99	5,0	9400	8,8		38,4	0,08	1,1	6,7	17,3	0,38	3,6	0,48	5,4	9,7	0,27	14,5	0,00	0,00	297	0,00
4nAti99	7,0	9900	33,5		43,5	0,85	8,0	44,5	6,3	7,02	35,5	1,04	10,6	47,4	0,07	14,2	0,44	0,51	310	3,56
7bv96	5,0		31,9	36,4	3,6	0,11	1,6	11,5	8,6	1,35	4,6	0,31	2,4	5,3	0,08	2,8	0,00	0,00	181	0,99
AjedreznAti99	5,0	9600	17,3		23,9	0,15	2,0	9,0	19,5	0,46	3,1	0,21	2,3	8,7	0,12	6,6	1,32	0,00	90	1,81
CruznAti98	5,5	8800	26,0	17,2	41,4	0,42	4,7	6,5	4,9	1,34	30,9	0,62	48,8	23,2	0,11	15,0	0,55	0,20	358	0,87
Dbv95	4,0		20,9	39,0	47,7	0,24	2,6	12,4	10,3	1,20	4,8	0,24	2,4	8,5	0,18	6,8	0,93	0,70	159	0,38
HvBti99	8,5	9700	22,6	24,6	38,1	0,30	2,6	20,1	12,3	1,64	13,5	0,36	4,1	19,9	0,04	6,2	0,36	0,12	189	2,41
JvBti99	5,5	7800	13,7	16,6	16,2	0,09	0,7	18,0	24,5	0,73	2,4	0,22	2,2	7,5	0,14	5,9	0,00	0,00	23	1,11
LvB97	8,0	9400	94,2	19,2	9,8	1,02	15,2	19,0	3,5	5,37	5,8	0,14	1,6	8,1	0,02	3,1	0,41	0,63	245	2,06
RosconA96	7,5	9000	81,5	22,2	28,3	1,01	12,0	8,9	7,6	1,16	11,4	0,17	1,8	21,4	0,09	3,5	0,38	0,35	181	1,83
SvBti98	6,0	9300	63,1		11,9	2,40	23,9	5,8	3,7	1,55	81,1	0,14	11,6	91,4	0,10	13,0	0,15	0,15	160	0,47
TvB97	3,5		4,5	0,0	69,4	0,18	1,3	13,8	12,3	1,11	1,1	0,13	1,9	6,2	0,15	16,2		2,41	25	0,00
UaAti99	7,0	9500	18,0	22,9	33,5	0,38	3,0	21,5	14,9	1,44	8,5	0,65	7,0	24,7	0,12	14,2	0,24	0,24	290	1,86
XvBti01	4,5	8400	5,2	21,0	26,1	0,16	1,1	17,3	10,0	1,73	1,5	0,13	2,0	5,0	0,07	6,7	0,00	0,00	70	0,00
CvB98	6,0	8400	32,7	45,3	16,9	0,55	7,2	6,1	3,8	1,64	23,8	0,03	4,3	0,1	0,03	4,6	0,58	1,10	348	0,91
KnA98	7,0	8500	29,3	42,9	32,3	0,55	8,6	7,3	4,2	1,73	27,2	0,25	13,3	0,1	0,07	8,5	0,00	0,00	145	0,00
valor medio			31,4	25,6	30,1	0,53	5,4	14,3	10,2	1,87	16,2	0,32	7,6	17,9	0,10	8,9	0,36	0,40	192	1,14

Exten = extensión del territorio, fidelid= fidelidad, solap= solapamiento, % de rec1= % de recursos respecto a la superficie del lek, % rec2 = % de recursos respecto a los recursos del lek, h<500 = promedio del número de hembras a menos de 500 metros del macho marcado, m<500= promedio del número de machos a menos de 500 metros del macho marcado, cuota h<500 = cuota de hembras a menos de 500 metros, %h = % de hembras en el territorio de cada macho marcado, drelh = densidad relativa de hembras del territorio respecto al lek, %m = % de machos solitarios en el territorio de cada macho marcado, drelm = densidad relativa de machos solitarios del territorio respecto al lek, Tag = tasa de agresiones totales, Tag dadas = tasa de agresiones dadas, distM = distancia mínima al macho más cercano, Tcop = tasa de cópula

Recursos y hembras en las zonas de exhibición:

Durante la fase de exhibición las hembras seleccionaron barbechos, vezas y rastros como terrenos de alimentación (Figs 2.14, 2.15, 2.16 y Tabla 2.7.). La cantidad media de dichos recursos en una zona de exhibición de un macho fue de 5.4 ha, lo que representó el 18.5% de la extensión media de dicha zona (Tabla 2.6), el doble que la media del área de lek (8.8%). Estos recursos atrajeron a cantidades significativas de hembras; en promedio, a un 16% de las hembras del lek. Otros estimadores de densidad de hembras en las zonas de exhibición fueron 5.2 y 14.3 hembras en círculos de radios 100 m y 500 m respectivamente alrededor del macho marcado, 10.9 hembras en la fecha de máxima explosión y 0.32 hembras / ha dentro de la zona de exhibición, valor éste último 7.6 veces mayor que el de densidad media de hembras en el conjunto del área de lek.

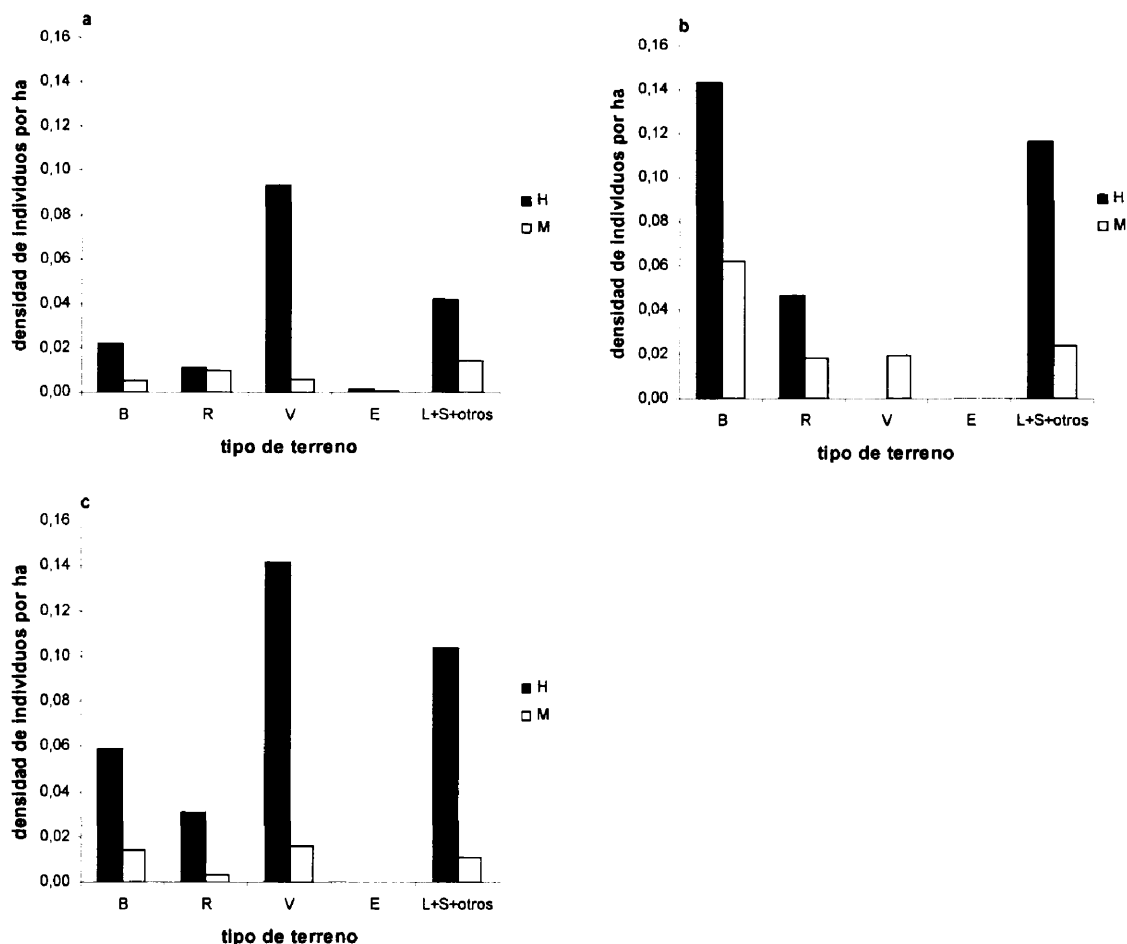


Figura 2.14. Densidad de individuos en los diferentes tipos de terreno en los leks (a) Ribatejada-Valdetorres, (b) Talamanca-Valdetorres y (c) Camarma. Valores globales para los años 1998-2002. B= barbecho, R= rastrojo de cereal, V= veza, E= erial, L= labrado, S= siembra.

Esta concentración de hembras en la zona de exhibición de los machos marcados fue acompañada de una concentración de machos no marcados exhibiéndose en solitario en dichas zonas; en promedio, un 20.95% de los machos solitarios del lek, 3.24 y 10.24 en círculos de radios 100 m y 500 m respectivamente alrededor del macho marcado, 3.60 machos en la fecha de máxima explosión y 0.10 machos / ha dentro de la zona de exhibición, valor éste último 8.86 veces mayor que el de densidad media de machos solitarios en el conjunto del área de lek.

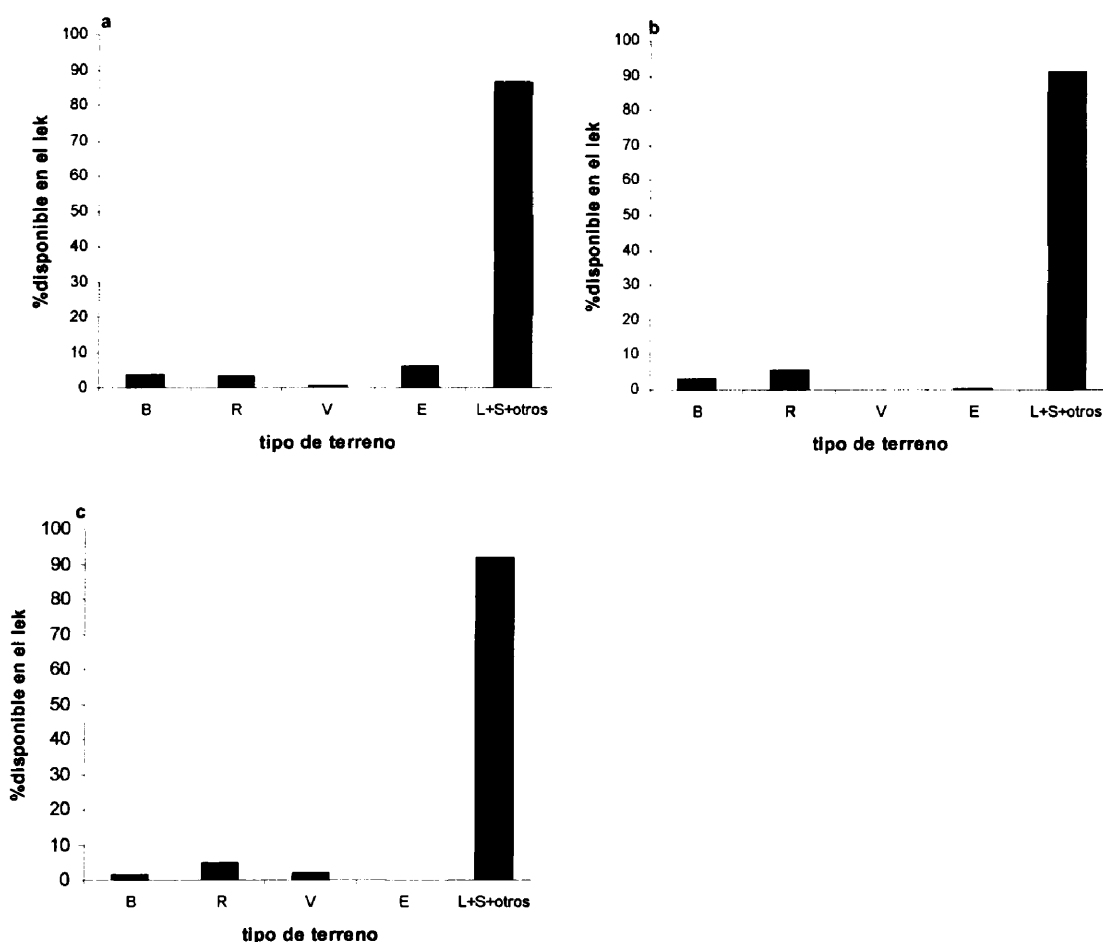


Figura 2.15. Disponibilidad de los distintos tipos de terreno en el área de los tres leks principales calculada sobre una muestra de (a) Ribatejada-Valdetorres, 395 parcelas; (b) Talamanca-Valdetorres, 1076 parcelas y (c) Camarma, 177 parcelas. Valores globales para los años 1998-2002. B= barbecho, R= rastrojo de cereal, V= veza, E= erial, L= labrado, S= siembra.

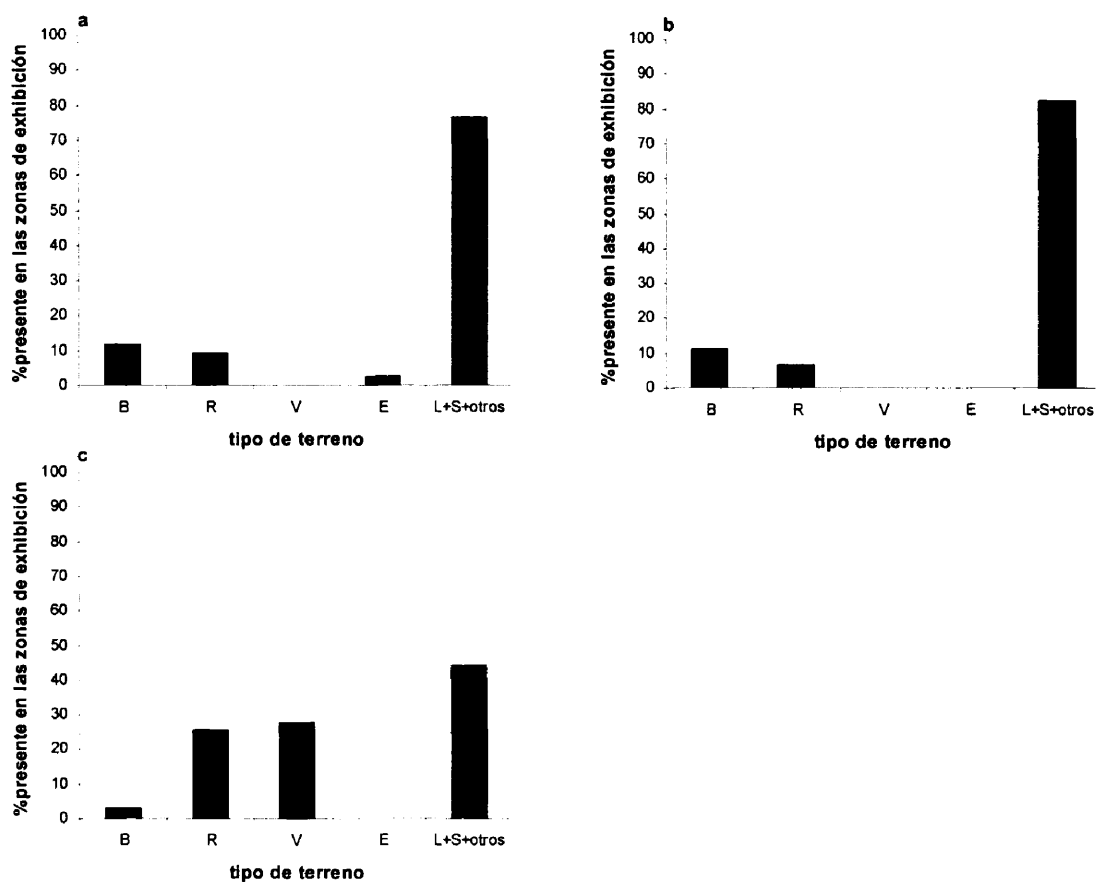


Figura 2.16. Disponibilidad media de los distintos tipos de terreno en las zonas de exhibición de los 16 machos marcados en los tres leks principales (a) Ribatejada-Valdetorres, (b) Talamanca-Valdetorres y (c) Camarma. Valores globales para los años 1998-2002. B= barbecho, R= rastrojo de cereal, V= veza, E= erial, L= labrado, S= siembra.

Tabla 2.7. Índice de selección de Ivlev de los distintos tipos de terreno por machos y hembras durante el periodo de apareamientos

	hembras	machos
barbecho	0,58	0,41
rastrojo	0,35	0,02
veza	0,22	0,28
labrado	-0,17	0,10
siembra	-0,47	-0,30
erial	-0,67	-0,72

Variabilidad interindividual y correlaciones entre parámetros de las zonas de exhibición

El tamaño de las zonas de exhibición y la proporción de recursos alimentarios en las mismas fueron muy variables entre los distintos machos. Los mayores valores correspondieron a los machos SvBti98, LvB97 y RosconA96, cuyas zonas llegaron a suponer entre el 6.2% y el 9.4% del área de lek, e incluir entre el 12.0% y el 23.9% de los recursos del lek, frente a otros machos cuyas zonas fueron de sólo en torno al 1% del área de lek, incluyendo también alrededor de un 1% de los recursos (Tabla 2.6).

Las densidades de hembras y de machos solitarios en las distintas zonas de exhibición también fueron muy variables, entre 1.6 y 48.8 veces la densidad media del lek en el caso de las hembras, y entre 2.8 y 16.2 veces la densidad media del lek en el caso de los machos.

Las correlaciones entre los distintos parámetros que definen las zonas de exhibición de los 16 machos estudiados se muestran en la Tabla 2.8. La *extensión absoluta* de la zona de exhibición mostró correlación positiva con la cantidad de recursos alimentarios (barbechos, rastros, vezas) contenidos en ella, estimados tanto como porcentaje respecto a la superficie de la zona de exhibición, como respecto al total de recursos del lek (Tabla 2.8). Y una mayor cantidad de recursos se correlacionó con varios estimadores de densidad de hembras y machos. En primer lugar, con una mayor presencia de hembras en la zona de exhibición (correlación positiva con dos estimadores de densidad de hembras -% hembras en la ZE y cuota de hembras a <500 m-; éstos, a su vez, se correlacionaron positivamente con los otros dos estimadores de densidad de hembras - hembras a <500 m y densidad relativa de hembras en la ZE- Tabla 2.8). En segundo lugar, más recursos se relacionaron también con una menor densidad de otros machos solitarios en la zona de exhibición propia -al menos con dos de sus estimadores, machos a <500 m y densidad relativa de machos solitarios en la ZE-, y el mayor tamaño de la zona de exhibición también mostró correlación significativa con los otros dos estimadores -distancia mínima media al macho más cercano y solapamiento entre ZE de machos marcados-, así como con los ya descritos relativos a densidad de hembras -% hembras en la ZE, cuota de hembras a <500 m- y de machos -machos a <500 m y densidad relativa de machos solitarios en la ZE-. En tercer lugar, más recursos se relacionaron positivamente con dos estimadores de densidad de machos -% de machos solitarios en la ZE y densidad relativa de machos solitarios en la ZE-.

De las dos variables fenotípicas incluidas, edad y peso, la primera de ellas mostró correlación positiva con *extensión* y cantidad de recursos en la zona de exhibición, así como con *cuota de hembras a <500 m* y *distancia mínima media al macho más cercano* (en este caso, significación marginal, $p=0.061$), y negativa con *densidad media de machos solitarios en la ZE*, mientras que el peso sólo mostró correlación positiva con la *distancia mínima media al macho más cercano* y, marginalmente, con *densidad media de hembras en la ZE* y *% de machos solitarios en la ZE* (Tabla 2.8).

Por último, la tasa de cópula mostró correlación positiva con la *extensión absoluta* de la zona de exhibición, dos estimadores de densidad de hembras (con uno de

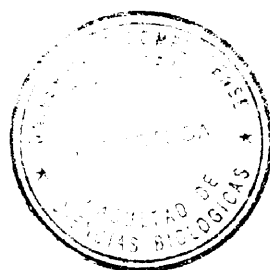
ellos, significación marginal, $p=0.064$), y negativa con uno de densidad de machos (significación marginal, $p=0.072$) (Tabla 2.8).

Aunque con la muestra de 16 individuos utilizada en este capítulo no se obtuvo correlación significativa entre edad y fidelidad de los machos a su zona de exhibición, incluyendo todos los machos estudiados en el capítulo 5, y utilizando como medida alternativa de fidelidad el parámetro (b) descrito en Métodos, sí se observó una tendencia significativa al aumento en la fidelidad con la edad: la distancia interanual entre los centros geométricos de las zonas de exhibición disminuyó en 14 series de tres años consecutivos de un mismo macho, mientras que sólo en 5 series aumentó (test de McNemar, $X^2=4.26$, $p<0.05$).

Tabla 2.8. valores de correlación de las distintas variables utilizadas para describir el territorio de los machos marcados así como valores medios de edad, peso, tasa de cópula, tasa de agresiones y distancia mínima a otros machos de los 16 machos utilizados para el estudio. En negrita se señalan las correlaciones significativas (valores de $p < 0.05$), el número de muestra de las correlaciones fueron: $n=15$ para Tag dadas, $n=13$ en peso, $n=12$ en fidelid y $n=9$ para la correlación peso-fidelid, el resto de las correlaciones tuvieron una $n=16$. Definición de variables en Tabla 2.6.

	exten	fidelid	solap	% rec1	% rec2	h<500	m<500	cuota h<500	%h	dh	drelh	%m	dm	drelm	Tag dadas	Dist M	Tcop	edad
fidelid	r	0,48																
	p	0,113																
solap	r	-0,51	-0,58															
	p	0,045	0,049															
% rec1	r	0,75	0,16	-0,22														
	p	0,001	0,629	0,407														
% rec2	r	0,83	0,23	-0,30	0,97													
	p	0,000	0,476	0,252	0,000													
h<500	r	-0,07	-0,27	0,18	-0,05	-0,14												
	p	0,795	0,393	0,505	0,857	0,614												
m<500	r	-0,63	-0,30	0,20	-0,72	-0,77	0,16											
	p	0,009	0,344	0,448	0,000	0,000	0,544											
cuota h<500	r	0,46	0,07	-0,09	0,51	0,51	0,66	-0,61										
	p	0,072	0,826	0,746	0,046	0,045	0,006	0,013										
%h	r	0,57	0,48	-0,12	0,81	0,76	-0,14	-0,67	0,35									
	p	0,022	0,118	0,668	0,000	0,000	0,598	0,005	0,185									
d h	r	-0,03	0,06	0,34	-0,06	-0,13	0,54	0,10	0,31	0,21								
	p	0,921	0,853	0,191	0,831	0,644	0,030	0,715	0,236	0,435								

	exten	fidelid	solap	% rec1	% rec2	h<500	m<500	cuota h<500	%h	dh	drelh	%m	dm	drelm	Tag	Tag dadas	Dist M	Tcop	edad
drelh	r 0,15	0,15	0,21	0,31	0,28	-0,15	-0,40	0,13	0,72	0,56									
	p 0,587	0,636	0,438	0,244	0,296	0,572	0,128	0,634	0,002	0,024									
%m	r 0,33	-0,21	0,03	0,62	0,48	0,23	-0,12	0,24	0,60	0,42	0,37								
	p 0,212	0,512	0,924	0,010	0,062	0,391	0,648	0,377	0,014	0,104	0,157								
dm	r -0,52	-0,43	0,42	-0,43	-0,46	-0,24	0,60	-0,64	-0,31	0,19	0,01	0,05							
	p 0,040	0,165	0,109	0,099	0,070	0,364	0,015	0,008	0,235	0,484	0,976	0,840							
drelm	r -0,44	-0,53	0,66	0,04	-0,09	0,08	0,12	-0,08	0,30	0,53	0,61	0,42	0,50						
	p 0,085	0,074	0,005	0,879	0,752	0,769	0,662	0,780	0,266	0,036	0,012	0,101	0,051						
Tag	r -0,26	-0,74	0,55	-0,10	-0,13	0,01	0,08	-0,07	-0,22	-0,17	-0,20	-0,07	0,12	0,24					
	p 0,329	0,006	0,026	0,712	0,623	0,981	0,759	0,793	0,405	0,537	0,463	0,800	0,658	0,369					
Tag dadas	r 0,47	0,30	0,08	0,38	0,41	0,13	-0,50	0,49	0,22	-0,09	-0,07	-0,03	-0,33	-0,19	0,50				
	p 0,074	0,365	0,771	0,163	0,132	0,645	0,056	0,066	0,441	0,739	0,800	0,906	0,234	0,499	0,058				
dist M	r 0,54	0,64	-0,11	0,37	0,42	-0,05	-0,53	0,35	0,48	0,44	0,48	0,22	-0,20	0,01	-0,32	0,50			
	p 0,031	0,026	0,684	0,162	0,000	0,841	0,033	0,182	0,059	0,089	0,058	0,415	0,452	0,979	0,227	0,058			
Tcop	r 0,54	0,29	-0,19	0,25	0,23	0,57	0,00	0,47	0,15	0,41	-0,03	0,37	-0,46	-0,26	-0,02	0,31	0,34		
	p 0,032	0,367	0,471	0,351	0,386	0,023	0,994	0,064	0,575	0,111	0,927	0,163	0,072	0,325	0,931	0,254	0,198		
edad	r 0,67	0,35	-0,21	0,50	0,54	0,29	-0,33	0,51	0,39	0,22	0,16	0,24	-0,60	-0,25	-0,05	0,20	0,48	0,66	
	p 0,005	0,263	0,428	0,047	0,031	0,275	0,213	0,046	0,138	0,414	0,558	0,377	0,014	0,347	0,847	0,484	0,061	0,006	
peso	r 0,26	-0,12	0,32	0,27	0,23	0,32	-0,06	0,31	0,18	0,49	0,09	0,53	0,03	0,29	0,43	0,10	0,57	0,52	0,40
	p 0,391	0,763	0,291	0,371	0,450	0,281	0,857	0,306	0,551	0,087	0,779	0,060	0,934	0,335	0,144	0,736	0,041	0,070	0,172



Tasa de agresiones entre machos del lek:

En cuanto a la tasa de agresiones, varió entre los distintos machos entre 0 y 1.32 encuentros agresivos cada 100 minutos, mostrando correlación positiva con *solapamiento entre ZE de machos marcados*, y negativa con *fidelidad interanual a la ZE* (Tabla 2.8). Todas las agresiones se produjeron en presencia de hembras a < 500 m, y se observaron agresiones no sólo en las zonas de exhibición principales, sino también en las secundarias, siempre que hubiese hembras cerca (p. ej., ver agresiones del macho CvB98 a otro macho en Apéndice 1.3). Desglosando la tasa de agresiones en las dirigidas por el individuo focal a otros, y las recibidas por el focal de otros, se observó que la tasa de agresiones del focal a otros se correlacionó positivamente con *extensión de la ZE* (significación marginal, $p=0.07$), *cuota de hembras a <500 m* (significación marginal, $p=0.06$) y *distancia mínima media al macho más cercano* ($p=0.05$), y negativa con *machos a <500 m* ($p=0.05$). Es decir, cuanto más agresivo fue un macho, menor densidad de machos solitarios hubo en su zona de exhibición, y mayor fue la distancia mínima al macho más cercano. La tasa de agresión no mostró relación con edad ni con peso.

Cuenca visual desde el lugar de exhibición de los machos:

Las cuencas visuales de los lugares de exhibición de los machos no difirieron significativamente de las de los puntos control ($F_{(1, 368)}=0.24$, $P=0.625$), es decir, los machos no seleccionaron lugares con visibilidad horizontal especialmente elevada dentro de la zona de lek. Sí hubo diferencias significativas en la cuenca visual media entre los 4 leks estudiados ($F_{(3, 368)}=30.04$, $P<0.01$), que fueron debidas a las diferencias entre éstos en la orografía del terreno: el lek con mayor cuenca visual media (309.8 ha.) fue Talamanca –Valdetorres, el de mayor extensión y menores diferencias en su relieve, y el de menor cuenca visual media (183.9 ha.), el lek Ribatejada-Valdetorres, el de menor extensión y mayor rugosidad en su relieve (Tabla 2.9).

Cantidades de hembras y machos en las cercanías de los lugares de exhibición:

Las cantidades de hembras y de machos comprendidos en la cuenca visual de un macho en rueda fueron mayores que las de los puntos control, tanto considerando cantidad de bandos (bandos de hembras: $F_{(1, 374)}=29.86$, $P<0.01$, bandos de machos: $F_{(1, 374)}=44.54$, $P<0.01$), como de individuos (hembras: $F_{(1, 374)}=29.88$, $P<0.01$, machos: $F_{(1, 374)}=33.68$, $P<0.01$). También hubo diferencias significativas en dichas cantidades de individuos en las cuencas visuales entre los 4 leks, con cantidades significativamente mayores en el lek de mayor tamaño, Talamanca–Valdetorres, que en los otros 3 (Tabla 2.9). Sin embargo, las diferencias entre machos y puntos control fueron siempre a favor de los primeros en los 4 leks, y las interacciones entre lek y macho-control no fueron significativas, siendo por tanto el efecto significativo detectado entre machos y puntos control independiente del lek.

Tabla 2.9. Cálculo de la cuenca visual, así como de las cantidades de hembras y machos, y de bandos de hembras y de machos, que se encontraron dentro de la cuenca visual estimada para la localización de cada macho en rueda y para los puntos control. e.s.= error estándar. Dag= lek Daganzo, Rib-Val= Ribatejada-Valdetorres, Cam= Camarma, Tal-Val= Talamanca-Valdetorres

Lek	Puntos	área visible		Bandos de ♀		Indiv ♀		bandos de ♂		Indiv. ♂		n
		media	e.s.	media	e.s.	media	e.s.	media	e.s.	media	e.s.	
Dag	Control	199,34	28,99	2,00	1,40	9,02	4,30	1,41	1,21	2,61	1,92	17
	Macho en rueda	238,38	30,87	3,60	1,50	16,53	4,58	2,73	1,29	4,80	2,05	15
Rib-Val	Control	189,90	24,40	1,64	1,18	7,15	3,62	1,63	1,02	2,19	1,62	24
	Macho en rueda	177,41	25,49	4,59	1,23	15,14	3,78	4,09	1,06	4,32	1,69	22
Cam	Control	298,98	22,59	2,15	1,09	7,21	3,35	1,92	0,94	3,44	1,50	28
	Macho en rueda	300,39	22,59	3,82	1,09	11,21	3,35	4,89	0,94	7,25	1,50	28
Tal-Val	Control	299,98	10,82	7,10	0,52	17,28	1,60	7,60	0,45	9,98	0,72	122
	Macho en rueda	319,80	10,91	11,56	0,53	30,10	1,62	12,63	0,45	16,66	0,72	120

Diferencias entre áreas de campeo de machos y hembras durante la fase de cópulas

El área de campeo media de una hembra durante la primavera fue mayor (312.6 ± 15.1 ha., mínima= 3.5, máxima =1072.0, n=30 hembras) que la zona de exhibición media de un macho (31.4 ± 26.2 ha., mínima =4.5, máxima =94.2, n= 16 machos) (test de Mann-Whitney, U = 59, $p < 0.001$).

Mientras que en los machos las zonas de exhibición fueron pequeñas y mostraron en general una distribución agregada en zonas concretas del lek, las áreas de campeo de las hembras abarcaron más de un lek (en un 47% de los 30 territorios estudiados), e incluyeron frecuentemente zonas de exhibición de varios machos (Figs. 2.17 y 2.18), lo que sugiere que las hembras visitan a más de un macho antes de decidir con cuál de ellos van a copular.

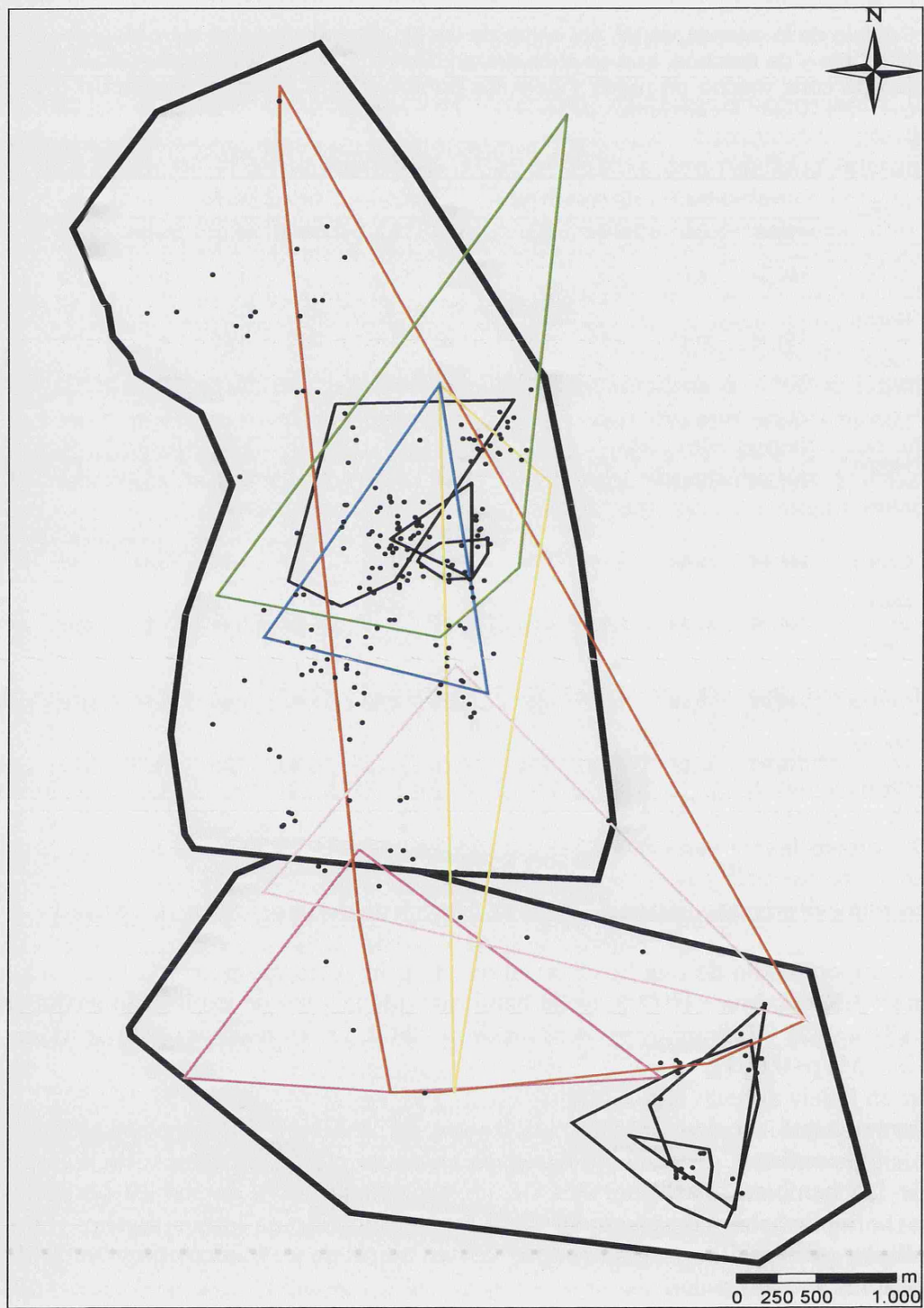


Fig 2.17. Áreas de campeo de 6 machos (polígonos negros) y 6 hembras (polígonos de otros colores) en 1999. Los puntos negros representan las localizaciones de machos solitarios y el polígono de trazo negro grueso, el límite de la zona definida como área de lek.

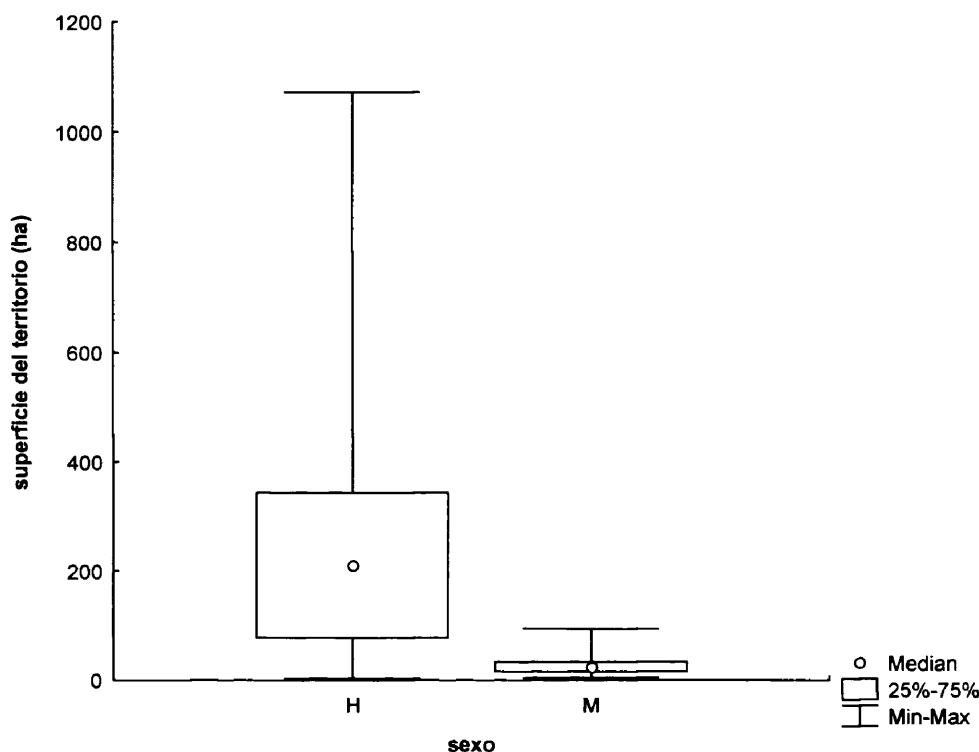


Fig 2.18. Tamaño medio de las zonas de exhibición de los machos (n=16) y de las áreas de campeo de las hembras (n= 30) durante el mes de abril en el periodo de estudio 1998-2003

Fidelidad al nido en hembras

Las hembras mostraron una gran fidelidad entre años a la zona de puesta (Tablas 2.10 y 2.11). En los dos únicos casos en los que una hembra cambió de zona de nidificación, el cambio se produjo después de un intento fallido de cría del año anterior. En el primer caso, durante los dos primeros años de seguimiento, la hembra nidificó dentro del perímetro del lek en el que había copulado, pero en ninguno de estos dos años logró completar el periodo de incubación. En el tercer año de seguimiento, después de ser fecundada, viajó hasta una zona situada a 20 kilómetros del lek. Esta zona está situada próxima a los límites de otro lek distinto, aunque ya fuera de él, en un área utilizada como zona de nidificación por hembras procedentes del lek cercano. Este año la hembra logró criar dos pollos que, aunque fueron vistos en julio, no llegaron a sobrevivir hasta el mes de septiembre. Al año siguiente volvió a utilizar el mismo lugar para la nidificación en una parcela muy próxima a la utilizada el año anterior y también consiguió completar la incubación.

En el segundo caso, la hembra nidificó el primer año dentro de la zona del perímetro del lek, pero a pesar de completar el periodo de incubación, los pollos no sobrevivieron y al año siguiente, después de ser fecundada en el mismo lek del año anterior, se desplazó a primeros de mayo hacia la zona de Uceda, donde nidificó,

aunque en este caso el cambio no la benefició, porque fue devorada en el propio nido, probablemente por un zorro.

Tabla 2.10. Fidelidad a la zona de nidificación de hembras de edad desconocida (capturadas de adultas). n = nº de individuos controlados en cada primavera

	año 1	año 2	año 3	año 4
n	18	18	5	1
cambia de lek por 1ª vez	-	1	1	0
vuelve al lek de origen	-	-	0	0
cambia de lek por 2ª vez	-	-	0	0

Tabla 2.11. Fidelidad a la zona de nidificación de hembras de edad conocida (capturadas de pollos), a partir de su 2ª primavera. n = nº de individuos controlados en cada primavera

	2ª prim	3ª prim	4ª prim	5ª prim	6ª prim
n	3	7	7	3	2
cambia de lek por 1ª vez	-	0	0	0	0
vuelve al lek de origen	-	-	0	0	0
cambia de lek por 2ª vez	-	-	0	0	0

Tabla 2.12. Aumento de la fidelidad al nido con la edad de la hembra. El parámetro fidelidad se expresa como la distancia entre la localización del nido en un año determinado y la localización media interanual en cada hembra. D.S.= desviación estándar. La correlación entre edad y fidelidad fue significativa ($r_s = -0.45$, $p=0.048$, $n=21$).

edad (años)	fidelidad al nido (km)	D.S.	n
2	1.74	± 0.94	3
3	1.43	± 0.96	5
4	1.19	± 0.90	8
5	0.65	± 0.70	4
6	0.68		1

Tabla 2.13. Aumento de la fidelidad al nido en años sucesivos en hembras de edad desconocida. Fidelidad expresada como en Tabla 6.7a. D.S.= desviación estándar

edad (años)	fidelidad al nido (km)	D.S.	n
ad	1.74	± 3.51	16
ad+1	1.57	± 3.51	18
ad+2	1.48	± 3.63	8

La fidelidad al nido tendió a aumentar con la edad de la hembra (Tablas 2.12 y 2.13). Dicha fidelidad no estuvo correlacionada con los movimientos invernales, que clasifican a las hembras en migradoras o sedentarias ($F_{1,25} = 0.002$, $p = 0.965$), ni tampoco con los de nidificación, entre el lek de cópula y el lugar de establecimiento del nido, diferenciando las que nidifican dentro del perímetro del lek de las que nidifican fuera de dicho perímetro ($F_{1,25} = 0.01$, $p = 0.965$). Por último, tampoco encontramos correlación en el análisis conjunto de las tres variables (fidelidad al nido, movimientos invernales y movimientos de nidificación, $F_{1,25} = 0.64$, $p = 0.434$).

Discusión

La existencia de lugares tradicionales en los que se reúnen los machos y hembras de un área extensa cada primavera para reproducirse permite afirmar que el sistema reproductivo de la avutarda se encuadra plenamente en la definición de *lek* (Bradbury, 1981; Oring, 1982; Bradbury et al., 1985; Beehler y Foster, 1988; Höglund y Alatalo, 1995). En efecto, tanto los machos como las hembras acudieron al lek para copular desde lugares situados a distancias muy variables, tras lo cual las hembras se alejaron para nidificar a distancias de hasta 25 km (más detalles en capítulo 7). Por su parte, la mayor parte de los machos migraron a zonas estivales (Morales et al., 2000; Alonso et al., 2001; Palacín, 2007). Además, la agregación de los machos fue mayor de lo que cabría esperar según una distribución uniforme en el hábitat disponible. En efecto, hubo zonas con hábitat apropiado sin ocupar por las avutardas (Lane et al., 2001; Osborne et al., 2001), y las hembras utilizaron áreas de campeo mucho mayores que los machos y que solaparon unas con otras, de acuerdo con lo que ocurre típicamente en un lek (Oring, 1982). Se cumple así uno de los criterios propuestos por Bradbury (1981) para diferenciar los leks *clásicos* de otros sistemas de apareamiento -(1) existencia de un lugar al que acuden machos y hembras para reproducirse-, que coincide con el único criterio mencionado en la definición simplificada de Höglund & Alatalo (1995).

De los otros tres criterios de Bradbury (1981) - (2) ausencia de cuidado parental por parte del macho, que sólo contribuye con sus gametos; (3) las zonas de exhibición de los machos no contienen, aparte de los propios machos, más recursos significativos necesarios para las hembras, tales como alimento, lugares de nidificación, etc.; y (4) las hembras tienen la posibilidad de elegir pareja en dicho lugar -, el (3) podría no cumplirse en algunos casos (ver más abajo). Por otra parte, el grado de agregación al que se refiere el criterio (1) no parece demasiado marcado en la Avutarda, por lo que de los resultados de nuestro estudio se concluye que el sistema reproductivo de esta especie se ajusta mejor al modelo de *lek explotado* (Emlen y Oring, 1977) o de *lek disperso* (Gilliard, 1969) que al de lek clásico.

El proceso de explosión del lek

El grado de agregación experimentó en ambos sexos una disminución significativa a lo largo de la primavera. Sin embargo, la velocidad y el momento en que se produjo la

disgregación de los bandos fueron diferentes entre machos y hembras. En los primeros, la disminución del tamaño de bando fue muy rápida a lo largo del mes de abril, durante la fase de cópulas, mientras que en las hembras fue más gradual, con mínimos en mayo, durante la nidificación. Los bandos de machos más pequeños, con un tamaño modal de un individuo, se observaron entre la segunda y la cuarta semana de abril, coincidiendo con la máxima frecuencia de cópulas -un 80% de las mismas se produjeron en esas tres semanas-. Paralelamente tuvo lugar un aumento en la dispersión radial de los machos a partir del lugar que ocupaba el bando en marzo, pasando los machos a ocupar sus zonas de exhibición en solitario en distintos lugares del área de lek.

La concordancia entre máxima dispersión y máxima frecuencia de cópulas fue tan precisa que las fechas medias de ambas coincidieron en el mismo día (18 de abril, con tan solo 4 días de margen de variación entre años), observándose una correlación interanual entre las dos fechas medias (ver capítulo 5). Esta concordancia tan marcada sugiere que la explosión del lek ha debido evolucionar como un mecanismo para facilitar la cópula, al permitir que exista una distancia media suficiente entre machos vecinos como para mantener una baja frecuencia de interrupciones de cópula entre ellos. En este sentido, aunque algunos autores han sugerido que los leks clásicos han evolucionado a partir de los dispersos (Thery, 1992; Ligon, 1999), Foster (1983) propuso que el lek explotado ha debido evolucionar a partir del lek clásico -en el que los machos están más agregados-, debido a la ventaja que supone alcanzar un compromiso entre los beneficios para las hembras de poder comparar los diferentes machos del grupo y los beneficios para los machos de una menor tasa de interrupciones de cópula.

La distancia media a la que se mantuvieron los diferentes machos del lek fue de 265 m, lo que permitió a una mayoría de ellos mantener un contacto visual casi permanente con sus vecinos, al contrario de lo expresado en algunas definiciones de lek explotado o disperso (Johnsgard, 1994). La cantidad media de machos presentes en la cuenca visual de un macho en rueda fue de 12.8 individuos.

El proceso de explosión descrito afectó sólo a los adultos, manteniéndose los inmaduros agregados en uno o varios bandos, generalmente en las cercanías del centro del lek. Aunque este hecho había sido ya descrito por distintos autores desde los primeros estudios (Gewalt, 1959; Glutz et al., 1973), en el capítulo 5 de la presente tesis se describe por primera vez cómo los machos de mayor edad se disgregan del bando de machos antes que los adultos de menor edad. Éstos permanecieron agrupados en uno o pocos bandos de pequeño tamaño -media de 10-15 individuos en nuestro estudio- a lo largo del mes en el que se produjeron las cópulas, y sólo hacia el final de dicho mes comenzaron a disgregarse algunos de los de más edad durante unos pocos días. En dicho capítulo se describe cómo fueron precisamente los machos de edad más avanzada los que obtuvieron mayor éxito reproductivo.

Estas relaciones entre edad, fecha de primera exhibición en solitario y éxito reproductivo sugieren algunos de los mecanismos mediante los cuales puede haber evolucionado el sistema de lek explotado o disperso. Para un macho no debe resultar sencillo lograr separarse del bando para exhibirse en solitario. Según nuestras observaciones, los machos que lo intentan en fechas tempranas, al comienzo de la fase

de explosión del lek, son de nuevo incluidos en el grupo, que persigue al que intenta aislarse (ver descripción más detallada en el capítulo 5). Este comportamiento fue descrito ya por los primeros autores que estudiaron el comportamiento de la avutarda como “*Rupftanz*” o “*danza de desplume*” (Gewalt, 1959), aunque este autor reconoció no tener claro su significado. Gewalt (1959) dijo haberlo observado en machos inmaduros, hasta una edad de unos 4 años. Nosotros lo hemos observado también en adultos marcados, y confirmado con ejemplares naturalizados que fueron colocados, a modo de machos solitarios, en distintos leks. El macho que intenta independizarse del grupo se aísla, suele hacer una rueda incompleta a cierta distancia del bando, tras lo cual el resto de integrantes del mismo se dirigen a la carrera hacia él y, tras una escaramuza que incluye persecuciones y peleas, el episodio acaba normalmente con la reincorporación del solitario al bando. Nuestra interpretación es que este comportamiento constituye un mecanismo de establecimiento de jerarquía, que impide a los machos de menor rango realizar exhibición en solitario en fechas tempranas. El proceso de separación de machos del bando debe estar regulado por una fuerte competencia intrasexual, y la correlación entre adelanto en la fecha de primera exhibición en solitario y edad apunta a que el privilegio de ser aceptado por el resto de individuos como macho solitario en fechas tempranas debe estar reservado a los de mayor rango (ver más detalles y proceso similar a lo largo del día en capítulo 5).

En conclusión, nuestros resultados del presente capítulo, junto con los del capítulo 5, sugieren que entre los mecanismos que utilizan los machos de Avutarda para aumentar su éxito reproductivo figura un aumento de los periodos estacional y diario que pasan exhibiéndose en solitario, y que fueron los machos de mayor edad, no los de mayor peso ni mejor estado físico, los que utilizaron dicho mecanismo.

Aunque el proceso de disgregación del grupo de machos para dar lugar a machos exhibiéndose en solitario fue mencionado ya por Gewalt (1959), y descrito con más precisión en un reciente estudio con individuos marcados (Alonso et al., 1995a; Alonso et al., 1996; Alonso et al., 2000; Morales, 2000; Morales et al., 2003), en el presente estudio se aportan muchos más detalles sobre el proceso de explosión, en concreto las correlaciones entre la fecha de máxima presencia de machos solitarios y máxima frecuencia de cópulas en una serie de varios años, y entre la edad de un macho y la fecha en que se disgrega del grupo (ver resultados complementarios en el capítulo 5).

Un proceso similar de aumento de la dispersión de los machos a lo largo de la estación reproductiva ha sido descrito para una especie de Charadriiforme, *Tryngites subruficollis* (Pruett-Jones, 1988).

Estructura espacial del lek explotado: ¿defienden los machos sus zonas de exhibición frente a otros machos del lek?

Durante la explosión del lek los machos adultos se dispersaron para ocupar sus zonas de exhibición en solitario. La distribución de éstas se ajustó a la de los grupos de hembras, que durante la fase de cópulas seleccionaron claramente los barbechos, rastros y vezas como terrenos para alimentarse, y se encontraban, ya antes de la dispersión de los machos, repartidas por distintos lugares del área de lek en los que existían dichas

parcelas. Parece, pues, que la distribución de los recursos condicionó a la de las hembras, y ésta a la de los machos solitarios, que acudieron a exhibirse en las cercanías de los grupos de hembras dispersos por el área de lek. El orden en el que se observó la ocupación -primero hembras y luego machos- sugiere la relación causal propuesta entre recursos, hembras y machos. Esta causalidad también resulta apoyada por el hecho de que determinados cambios interanuales significativos en la localización de algunas de las parcelas con más recursos fuesen acompañados de idénticos cambios en la distribución de las hembras y de los machos solitarios (ver p. ej., cambios en distribución de individuos asociados a cambios en la situación de la veza del Colegio en el lek de Camarma entre años pares e impares, o en la localización de barbechos y rastros en general en los tres leks, en el Apéndice 1). La causalidad alternativa, es decir, la de una selección por parte de los machos de lugares de exhibición más o menos fijos, en función de parámetros topográficos que contribuyesen, por ejemplo, a maximizar su visibilidad frente a las hembras, no resultó sustentada por nuestros resultados. En efecto, los lugares de exhibición de los machos no presentaron una visibilidad mayor que los lugares de la zona de lek no utilizados para exhibirse, por lo que no parece que los machos seleccionen sus lugares de exhibición para poder transmitir señales visuales a hembras situadas a distancias intermedias a grandes. La maximización de la visibilidad sí podría haber sido importante en la evolución de la localización del lek en conjunto, es decir, del área de lek, que no ha sido analizada en este estudio (datos propios no publicados).

Aunque en general todos los machos estudiados mostraron una cierta fidelidad a dichas zonas, permaneciendo tanto a lo largo de una primavera como a lo largo de varios años en un mismo entorno relativo del área de lek, sus zonas solaparon ampliamente con las de otros machos marcados e incluyeron cantidades elevadas de machos solitarios no marcados, sin que se registrase una tasa de interacciones agresivas o de defensa territorial notable, ni se observase, como norma general, la existencia de puntos fijos de exhibición exclusivos de cada uno de ellos. En múltiples ocasiones se observó cómo un lugar en el que se exhibía un macho marcado era abandonado por éste para dirigirse a otro lugar cercano, y poco después en el mismo día, o bien días después, era ocupado por otro macho. En dos años en los que cantidades significativas de hembras utilizaron una zona alejada del centro de uno de los tres leks estudiados (Ribatejada-Valdetorres), la mayor parte de los machos del mismo se desplazaron temporalmente de sus lugares habituales para exhibirse junto a dichas hembras, solapando también allí entre ellos, para regresar días después a la zona central del lek.

El patrón descrito fue el típico de la mayor parte de los machos estudiados, que se exhibieron en zonas de elevada densidad de individuos, en sectores más bien centrales del lek, desde los que accedían a las parcelas cercanas con recursos frecuentadas por hembras para exhibirse temporalmente. En esas condiciones no hubo defensa o uso exclusivo de la zona de exhibición, contrariamente a lo que es típico en los leks clásicos (Höglund y Alatalo, 1995). Los machos se toleraron unos a otros, manteniéndose a una distancia media de unos 265 m, probablemente suficiente para minimizar la tasa de encuentros agresivos, que, como hemos dicho, se mantuvo relativamente baja teniendo en cuenta la elevada densidad de machos. Tampoco se observó que los machos que se exhibían cerca de parcelas con recursos alimentarios utilizados por las hembras ejerciesen un control sobre dichos recursos, o sobre las

hembras, ni una defensa de unos u otras frente a otros machos. Las hembras se movieron libremente por el lek, variando a lo largo del mes de abril los tamaños de grupos de hembras alimentándose en dichas parcelas, si bien es cierto que la presencia en varias ocasiones de algunas marcadas en entornos concretos del área de lek sugiere que también las hembras podrían mostrar cierta querencia por determinadas zonas dentro del lek. Aún así, no se observó en absoluto una asociación espacial de hembras marcadas a machos marcados. El sistema que utilizaron la mayor parte de los machos marcados que se exhibieron en esos sectores con elevada densidad de machos fue el de acercarse temporalmente a las hembras que se encontraban alimentándose en parcelas con recursos que se hallaban en un entorno cercano, para intentar atraerlas a la cópula. Como ejemplos típicos de estos individuos poco agresivos, que se exhibieron en zonas de alta densidad de machos, y obtuvieron elevadas tasas de cópula, cabe mencionar al RosconA96 de Talamanca-Valdetorres, o al HvBti99 y al UaN99 de Camarma.

Sin embargo, existieron algunas excepciones al patrón general descrito. Algunos machos que ocuparon preferentemente zonas marginales del lek, con menores densidades de individuos (p. ej, el macho LvB97 de Camarma, o el CvB98 de Ribatejada-Valdetorres) mostraron tasas de agresión máximas hacia otros machos, expulsándolos como norma de sus zonas, en especial si había hembras cerca (detalles en Apéndice 1). Estos machos permanecieron generalmente varias semanas en dichos sectores, en las cercanías de determinadas parcelas con recursos alimentarios en las que se alimentaban hembras, y más bien aislados del resto de machos, pudiendo interpretarse que controlaron o defendieron recursos que podrían haber constituido un factor esencial para la hembra a la hora de elegir pareja (Höglund y Alatalo, 1995, pág. 15). Igual que los machos que hemos puesto de ejemplo para la primera estrategia, también éstos obtuvieron notable éxito de cópula utilizando la segunda estrategia. No se observó relación entre una y otra estrategias y la edad o el peso de los machos, aunque sí una constancia interanual en la estrategia utilizada por cada uno de ellos, por lo que podría tratarse de comportamientos genéticamente determinados.

Los dos comportamientos descritos, más que dos estrategias claramente definidas –ya que diversos individuos mostraron comportamientos intermedios–, representarían los extremos de un continuo. En uno de dichos extremos estaría la estrategia reproductiva de lek típico, la más extendida en esta especie (adoptada por la mayoría de los 16 machos marcados de la muestra estudiada en este capítulo), en la que el macho obtiene suficiente éxito en zonas de densidad elevada de competidores gracias a que su estatus es conocido y respetado por los otros machos, es decir, una *poliginia basada en el grado de dominancia de los machos*, que sería la considerada como típica estrategia de lek (*male dominance polygyny*, (Emlen y Oring, 1977). En el otro extremo se encontraría otra estrategia, menos frecuente (identificada en al menos 2 de los 16 machos marcados), en la que el macho defiende su zona de exhibición, donde se alimenta un grupo de hembras, con las que copula, pudiendo interpretarse que los recursos que controló el macho podrían haber constituido un factor esencial para la hembra a la hora de elegir pareja; esta estrategia podría encuadrarse en la definición de poliginia basada en defensa de recursos, o *poliginia territorial* (Alexander, 1975; Höglund y Alatalo, 1995). Ambos extremos han sido considerados como casos de reproducción promiscua por algunos autores (Wittenberger, 1979; Davies, 1991), aunque sí fueron reconocidos como estrategias bien definidas por Emlen & Oring

(1977), que no incluyeron reproducción promiscua en su clasificación ecológica de sistemas reproductivos.

Varios resultados de nuestro estudio apoyan la hipótesis de que en la Avutarda las relaciones entre los machos de un lek deben estar reguladas por un orden jerárquico preestablecido y conocido, que minimiza las agresiones entre sus componentes (Landau, 1951), y que por tanto favorecerían la mayor frecuencia en esta especie de la primera de las estrategias descritas. Entre dichos resultados figuran, por ejemplo, la distribución de interacciones agresivas en función de edad, peso y caracteres fenotípicos en la fase de previa a la reproducción (capítulo 4), la marcada influencia de peso y edad de los machos sobre su éxito reproductivo, y la relación entre dichas variables y el grado de expresión de los caracteres fenotípicos, que sugiere que dichos caracteres sirven de indicadores del estatus y la calidad del macho para los demás miembros del grupo y para las hembras (capítulos 5 y 3). Por último, la elevada fidelidad interanual de los distintos machos a sus leks y la marcada constancia interanual en la cantidad de machos que forman el lek confirman que los componentes de un lek son siempre los mismos individuos -con las escasas variaciones producidas por mortalidad o dispersión reproductiva y por establecimiento de inmaduros como reproductores-, hecho comprobado en este estudio y en otro anterior en Villafáfila (Morales et al., 1996; Morales, 2000).

Nuestro estudio confirma, pues, que existe una variabilidad de estrategias reproductivas en la Avutarda entre el lek típico sin defensa territorial y algún tipo de poliginia, tal y como sugirieron otros autores (Carranza et al., 1989; Hidalgo y Carranza 1990). Sin embargo, dicha variabilidad no se puede definir como ellos la interpretaron, como una flexibilidad entre poblaciones o entre años en una misma zona, dependiendo de las características del hábitat, sino entre individuos, que parecen utilizar siempre la misma estrategia. Los datos aquí presentados también rechazan la existencia de harenes propiamente dichos, defendida por los mencionados autores.

Relaciones entre la estrategia de exhibición, edad, peso y éxito reproductivo

En la muestra de machos marcados existieron ejemplos, como hemos visto, de uno y otro comportamiento definidos como extremos, exhibición en lek, y poliginia con defensa de recursos. Y dichos machos mostraron pesos, edades y valores de éxito reproductivo que no fueron diferentes entre ambos grupos. Sabemos que los machos de edad más avanzada, que obtuvieron también un mayor éxito de cópula, se vieron implicados en un menor número de interacciones totales con otros machos (capítulos 5 y 6), sugiriendo ello que su estatus debe ser conocido y respetado por otros machos. Sin embargo, la tasa de agresiones que un macho dirigió hacia otros, es decir, la intensidad relativa con que defendió su zona frente al resto, no mostró relación con edad, ni peso, ni tasa de cópula, aunque sí correlación marginalmente positiva con extensión de la zona de exhibición, cuota de hembras y distancia mínima al macho más cercano.

La presencia en la muestra de algún macho de corta edad con tasa de agresión a otros relativamente elevada (DbV95) sugiere que ya desde edades tempranas lo adultos podrían adoptar su estrategia concreta, aunque los datos no son concluyentes al respeto,

ya que faltan ejemplos de adultos de corta edad que hayan defendido claramente zonas de exhibición periféricas, como hicieron el LvB97 y el CvB98.

Por último, los machos de edad más avanzada tuvieron mayores zonas de exhibición, que incluyeron más recursos, menores densidades de machos solitarios y mayores cuotas de hembras, obteniendo una mayor tasa de cópula.

Sea cual fuere la estrategia que cada individuo utilizó, nuestros resultados sugieren que el proceso mediante el cual logró incrementar su éxito reproductivo fue el siguiente (Fig. 2.19). Recorriendo mayor superficie dentro del lek, un macho amplió su zona de exhibición, con lo que abarcó un mayor porcentaje de recursos – independientemente de que realizase defensa o no de los mismos-. Dado que las hembras se encuentran asociadas a dichos recursos durante la fase de cópulas, la ampliación de zona y de fracción de recursos visitados durante su exhibición en solitario implicaron un mayor porcentaje de hembras en la zona visitada, aunque también de machos, ya que la distribución de éstos se ajustó a la de las hembras. Sin embargo, el resultado global de la relación de ambos sexos fue una mayor cuota de hembras en las cercanías (a <500 m) del macho. Y mayores valores de densidad y cuota de hembras condujeron a un mayor éxito de cópula.

Por otra parte, un aumento del tamaño de la zona de exhibición implicó por definición una reducción de la densidad de machos solos en la misma, lo que también condujo a una mayor cuota de hembras y, por consiguiente, a un mayor éxito de cópula (Fig. 2.19).

Finalmente, aumentando su tasa de agresiones a otros machos, un individuo también logró mantenerlos a mayor distancia, con lo que su propia cuota de hembras cercanas aumentó, y, por consiguiente, también su éxito de cópula (Fig. 2.19).

En conclusión, la tendencia de un macho a exhibirse en lek sin defensa o con defensa de recursos no estuvo asociada ni a su peso ni a su edad, y hubo machos que lograron elevados éxitos de cópula utilizando cualquiera de las dos estrategias. El objetivo final de aumentar su éxito reproductivo lo pudieron lograr los machos que utilizaron tanto una como otra estrategia. Los que se exhibieron en zonas del lek con mayor densidad de otros machos y emplearon el sistema de *poliginia basada en dominancia* lo consiguieron recorriendo más superficie del lek como machos solitarios, es decir, ampliando su zona de exhibición y sin necesidad de aumentar su tasa de agresión a otros machos. Los que emplearon el sistema de *poliginia basada en defensa de recursos* lo consiguieron expulsando a otros machos de su entorno cercano. En ambos casos, el resultado inmediato de sus estrategias fue aumentar la cuota de hembras en sus cercanías y, por tanto, el acceso a cópula con ellas.

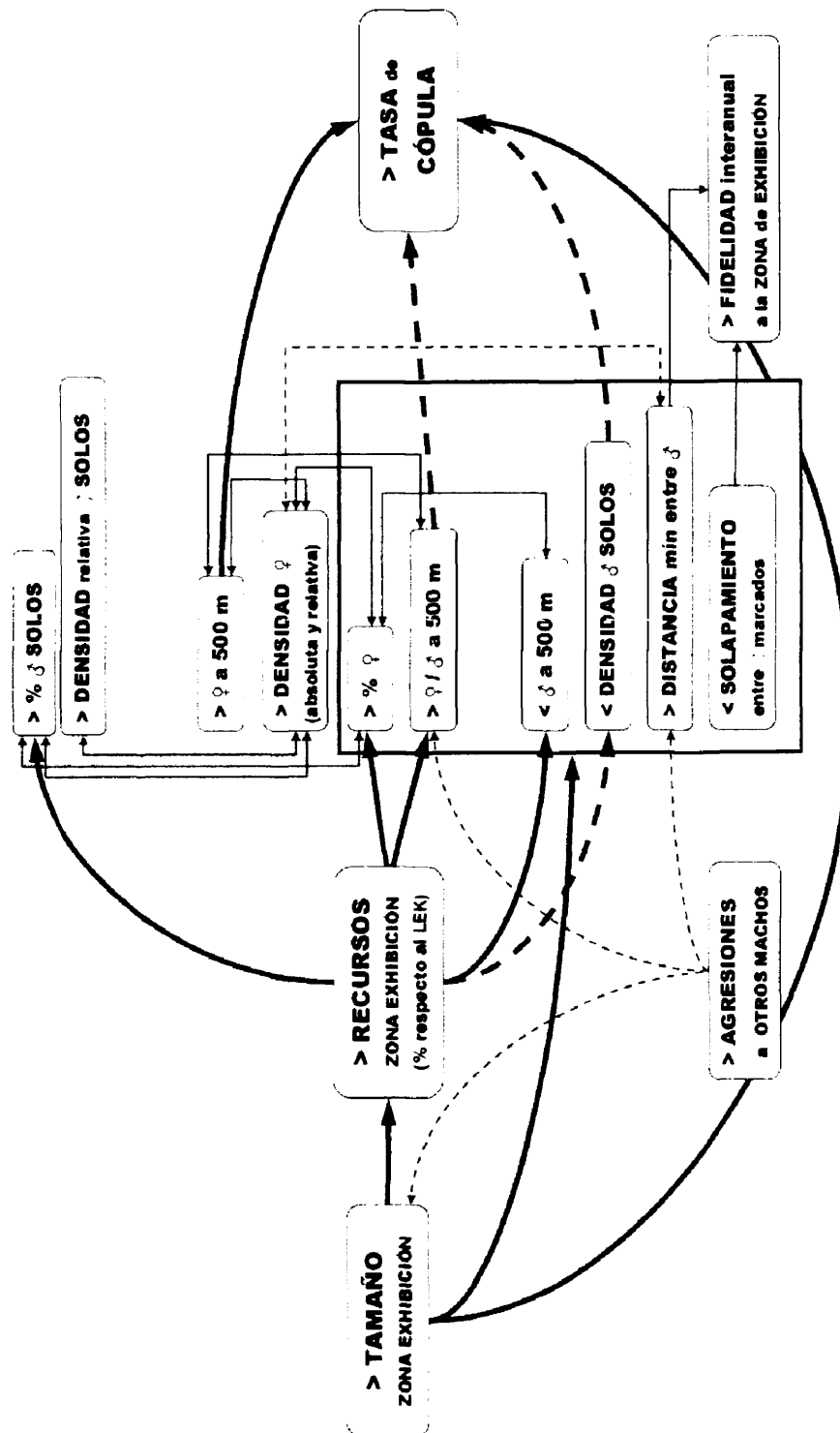


Figura 2. 19. Relaciones entre el tamaño de la zona de exhibición del macho, los recursos alimentarios y densidades medias de hembras y machos que contiene, y la tasa media de cópula obtenida por el macho. Las flechas indican correlaciones significativas (según tabla 2.8), y su sentido sugiere la posible causalidad de la relación. Las correlaciones son positivas cuando unen dos parámetros que aumentan (símbolo > en ambos) y negativas cuando un parámetro aumenta y el otro disminuye (> a <). Las flechas discontinuas representan correlaciones marginalmente significativas ($p < 0.07$).

La fidelidad a lek, zona de exhibición y lugar de nidificación

El seguimiento de machos y hembras marcados a lo largo de varios años confirmó la extrema fidelidad al lek en los dos sexos, que tendió a aumentar en ambos con la edad. La fidelidad al lek había sido sugerida a partir de la constancia en los censos de cada uno de los leks a lo largo de varios años (Alonso et al., 2003a), así como en otros estudios con Avutardas marcadas realizados en otras regiones españolas (Alonso et al., 1995b; Morales et al., 2000; Alonso et al., 2001; Alonso, 2007, Alonso et al., datos inéditos para otras zonas). La fidelidad interanual al área utilizada para el establecimiento del grupo de machos durante su exhibición es una de las características más llamativas en numerosas especies que se reúnen en leks (Hogan-Warburg, 1966; Apollonio et al., 1989; Bradbury et al., 1989; Höglund y Robertson, 1990; Wiley, 1991; Thery, 1992; McDonald y Potts, 1994). En algunos casos los lugares de establecimiento del lek han sido asociados con características topográficas del terreno, o con propiedades del hábitat (Deutsch y Weeks, 1992), dependiendo entonces la estabilidad del lek en gran medida de la estabilidad el hábitat (Wiley, 1991).

En las especies territoriales la fidelidad al lugar de reproducción se ha relacionado con la ventaja que el conocimiento del terreno puede suponer para sus ocupantes (Foster, 1981; Beehler y Foster, 1988; Phillips, 1990; Widemo, 1997). En cuanto a las especies formadoras de leks, se ha argumentado que una de las ventajas selectivas de la fidelidad al lek por parte de los machos debe radicar en que favorece la estabilidad social necesaria para el desarrollo de jerarquías más o menos estables basadas en el reconocimiento individual, y por tanto, contribuyen a un ahorro de energía y a una disminución del riesgo físico al reducirse los combates por mantener el estatus (Landau, 1951). Un cambio de lek implica un coste asociado a la adquisición de un estatus dentro de una nueva jerarquía de dominancia (Widemo, 1997).

Por lo que respecta a la fidelidad al lugar de nidificación en hembras, también fue muy marcada, confirmando la tendencia observada en la población de Avutardas de Villafáfila (Alonso et al., 2000), y siguiendo el patrón más general observado en otras aves (Schroeder y Robb, 2003; Holloran y Anderson, 2005). En los dos únicos casos de cambio de zona de nidificación, éste se produjo después de un intento fallido de cría del año anterior.

La marcada fidelidad al lek en la Avutarda implica una escasa capacidad de establecimiento de nuevos leks y, por tanto, de colonización de nuevas áreas que presenta esta especie (Lane et al., 2001; Osborne et al., 2001; Alonso et al., 2004). Los datos de series plurianuales de censos en esta y otras áreas de estudio confirman, en efecto, que existe una marcada estabilidad, tanto en los lugares de lek, como en las cantidades de adultos en cada uno de ellos (Alonso et al., 1996; Alonso et al., 2003b; Alonso et al., 2005), con extinciones, pero no nuevas colonizaciones, registradas en las últimas décadas (Alonso et al., 2003c).

Nuestros datos sugieren que la fidelidad al lek tendió a aumentar con la edad en ambos sexos, y también con el éxito reproductivo –ambas variables, edad y éxito reproductivo, están correlacionadas en la Avutarda (capítulo 5)-, aunque no son concluyentes respecto al segundo factor. Los machos mostraron aún una cierta

tendencia a cambiar de lek entre su 3^{er} y 5^o años de edad, pudiéndose en realidad interpretar algunos de estos cambios, especialmente los que tuvieron lugar a edades de 3-4 años, como los movimientos finales de un proceso de dispersión natal retardado o prolongado. Por otra parte, parece que también existió un aumento de la fidelidad a la zona de exhibición concreta de cada macho dentro del área de lek con la edad. Por último, los datos sugieren una relación entre cambio de lek y aumento en el éxito reproductivo tras el cambio. Por ejemplo, el macho LvB97, un macho adulto capturado en el lek de Meco, formado por 11 adultos, realizó una dispersión reproductiva de apenas 4 kilómetros para establecerse en el lek de Camarma, con 22 machos ese año, exhibiéndose en una zona periférica del mismo y disfrutando de una cuota de hembras y una tasa de cópula elevadas. El caso más llamativo de dispersión reproductiva fue el del macho SvBti98 de Ribatejada-Valdetorres, que, tras un año después de marcado exhibiéndose en dicho lek, año en el que obtuvo una tasa de cópula inferior a la media, optó en los años siguientes por cambiar a otro lek de menor tamaño (4-6 machos) en la provincia de Guadalajara, a unos 150 km al Noreste, zona que había utilizado en años anteriores como área estival, y donde se exhibió los 6 años siguientes, hasta su muerte, comportándose como uno de los adultos más dominantes del grupo. De los 6 casos de dispersión de adultos de edad desconocida, en 5 el macho se trasladó a un lek de mayor tamaño, y sólo en un caso retornó en la siguiente primavera al lek de origen. De los dos machos que se dispersaron a leks de menor tamaño, uno de ellos es el caso ya mencionado de la SvBti98, que sin embargo obtuvo una mayor cuota de hembras (relación de hembras/machos mayor) en el lek de destino, en el que seguramente obtuvo un éxito de cópula mayor, a juzgar por su comportamiento dominante (A. Torrijo, C. Palacín, com. pers.). En el segundo caso el macho retornó a su lugar de origen tras un año en otro lek.

De los 4 casos de dispersión reproductiva de machos capturados de pollos, 3 de ellos fueron a leks de menor tamaño, pero después de pasar una primavera en ellos, 2 retornaron a los leks de origen. Sólo uno se dispersó a un lek de mayor tamaño y se quedó en él. Se puede concluir que no parece estar clara la causa por la cual algunos individuos decidieron realizar una dispersión reproductiva, aunque todo parece indicar que la obtención de un mayor éxito reproductivo fue uno de los factores determinantes.

En otras especies también se ha asociado el uso estable del lek a una extrema fidelidad interanual de los machos adultos al mismo (Wegge y Rolstad, 1986; Apollonio et al., 1989; Höglund y Robertson, 1990; Thery, 1992). También se ha observado en varias especies que algunos machos muestran fidelidad dentro del área del lek a su lugar concreto de exhibición, estando dicha fidelidad relacionada con el éxito de cópula. Los machos con gran éxito de cópula permanecen en el mismo territorio durante toda la estación reproductiva (Kruijt et al., 1972; Weatherhead y Boak, 1986; Gibson y Bradbury, 1987; Kruijt y de Vos, 1988; Widemo, 1997), y frecuentemente retornan a la misma zona de reproducción al año siguiente. La fidelidad a los territorios de exhibición podría ser una de las fuerzas selectivas que conducirían a la persistencia de los sitios tradicionales en especies formadoras de leks clásicos (Wiley, 1991; Höglund y Alatalo, 1995). Los machos más exitosos podrían representar una referencia espacial para las hembras, y la persistencia del lek dependería por tanto de la presencia de dichos machos con elevado éxito reproductivo (Apollonio et al., 2003).

Bibliografía

- Alexander, R. D. 1975. Natural selection and specialized chorusing behaviour in acoustical insects. In: *Insects, Science and Society* (Pimentel, D., Editor), pp. New York: Academic Press.
- Alonso, J., Martín, C., Palacín, C., Magaña, M. y Martín, B. 2003a. Distribution, size and recent trends of the great bustard *Otis tarda* population in Madrid region, Spain. *Ardeola*, 50: 21-29.
- Alonso, J. A., Alonso, J. C., Martín, E. y Morales, M. B. 1995a. *La Avutarda en la Reserva de Las Lagunas de Villafáfila*. Zamora: Instituto de Estudios Zamoranos, CSIC - FEPMA.
- Alonso, J. A., Martín, C. A., Alonso, J. C., Morales, M. B. y Lane, S. J. 2001. Seasonal movements of male great bustard (*Otis tarda*) in central Spain. *Journal of Field Ornithology*, 72: 504-508.
- Alonso, J. C. 2007. *La Avutarda Común en Andalucía*. Sevilla: Gypaetus-Junta de Andalucía.
- Alonso, J. C., Alonso, J. A., Martín, E. y Morales, M. 1995b. Range and patterns of great bustard movements at Villafáfila, NW Spain. *Ardeola*, 42: 69-76.
- Alonso, J. C., Alonso, J. A., Morales, M. y Martín, E. 1996. Seasonal and interannual population dynamics of the Great Bustard (*Otis tarda*) at Villafáfila Reserve, NW Spain. In: *Conservación de las Aves Esteparias y su Hábitat* (Sanz-Zuasti, J. F. J., Editor), pp. 19-25. Valladolid: Junta de Castilla y León.
- Alonso, J. C., Magaña, M., Martín, C. A., Palacín, C. y Alonso, J. A. 2006. Field determination of age in male Great Bustards (*Otis tarda*) in spring. *European Journal of Wildlife Research*, 52: 43-47.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. y Lane, S. J. 2004. Distribution dynamics of a great bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1659-1674.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Magaña, M. y Martín, B. 2003b. Distribution, size and recent trends of the great bustard *Otis tarda* population in Madrid region, Spain. *Ardeola*, 50: 21-29.
- Alonso, J. C., Morales, M. B. y Alonso, J. A. 2000. Partial migration, and lek and nesting area fidelity in female Great Bustards. *Condor*, 102: 127-136.
- Alonso, J. C., Palacín, C. y Martín, C. A. 2003c. Status and recent trends of the great bustard (*Otis tarda*) population in the Iberian peninsula. *Biological Conservation*, 110: 185-195.
- Alonso, J. C., Palacín, C. y Martín, C. A. 2005. Censo y distribución de avutardas en la Península Ibérica. In: *La Avutarda Común en la Península Ibérica: población actual y método de censo* (Alonso, J. C., Palacín, C. y Martín, C. A., Editores), pp. Madrid: SEO/BirdLife.
- Apollonio, M., Festa-Bianchet, M. y Mari, F. 1989. Correlates of copulatory success in a fallow deer lek. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25: 89-97.
- Apollonio, M., Scotti, M. y Gosling, L. M. 2003. Mating success and fidelity to territories in a fallow deer lek: a female removal experiment. *Naturwissenschaften*, 90: 553-557.

- Aspbury, A. S. y Gibson, R. M. 2004. Long-range visibility of greater sage grouse leks: a GIS-based analysis. *Animal Behaviour*, 67: 1127-1132.
- Beehler, B. M. y Foster, M. S. 1988. Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems. *American Naturalist*, 131: 203-219.
- Bradbury, J. W. 1981. The evolution of leks. In: *Natural selection and social behavior: recent research and new theory*. (Alexander, R. D. y Tinkle, D. W., Editores), pp. 138-169.
- Bradbury, J. W., Vehrencamp, S. L. y Gibson, R. 1985. Leks and the unanimity of female choice. In: *Evolution: essays in honour of John Maynard Smith*. (Danielson, P. A., Editor), pp.: Cambridge University Press, Cambridge.
- Bradbury, J. W., Vehrencamp, S. L. y Gibson, R. M. 1989. Dispersion of displaying male sage grouse. 1 Patterns of temporal variation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24: 1-14.
- Carranza, J., Hidalgo, S. J. y Ena, V. 1989. Mating system flexibility in the great bustard: a comparative study. *Bird Study*, 36: 192-198.
- Collar, N. J. y Goriup, P. D. 1980. Problems and progress in the captive breeding of great bustards *Otis tarda* in quasi-natural conditions. *Avicultural Magazine*, 86: 131-140.
- Cramp, S. y Simmons, K. E. L. 1980. Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and north Africa. Oxford: Oxford University Press.
- Danchin, E. y Wagner, R. H. 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology & Evolution*, 12: 342-347.
- Davies, N. B. 1991. Mating systems. In: *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. (Krebs, J. R. y Davies, N. B., Editores), pp. 263-294. Oxford: Blackwell.
- del Hoyo, J., Elliot, A. y Sargatal, J. 1996. Handbook of the Birds of the World. Barcelona: Lynx Edicions.
- Deutsch, J. C. y Weeks, P. 1992. Uganda kob prefer high-visibility leks and territories. *Behavioral Ecology*, 3: 223-233.
- Emlen, S. T. y Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223.
- Ena, V. y Martínez, A. 1988. Distribución y comportamiento social de la avutarda. *Quercus*, 31: 12-20.
- Ena, V., Martínez, A. y Thomas, D. H. 1987. Breeding success of the great bustard *Otis tarda* in Zamora Province, Spain, in 1984. *Ibis*, 129: 364-370.
- ESRI. 2004. ArcGis 9.1. New York
- Fletcher, R. J. y Miller, C. W. 2006. On the evolution of hidden leks and the implications for reproductive and habitat selection behaviours. *Animal Behaviour*, 71: 1247-1251.
- Fodor, T., Nagy, L. y Sterbetz, I. 1971. *A túzok*. Budapest.
- Foster, M. S. 1981. Cooperative behavior and social organization of the swallow-tailed manakin (*Chiroxiphia caudata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9: 167-177.
- Foster, M. S. 1983. Disruption, dispersion, and dominance in lek-breeding birds. *American Naturalist*, 122: 53-72.
- Gewalt, W. 1959. *Die Grosstrappe*. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.
- Gibson, R. M. y Bradbury, J. W. 1987. Lek organization in sage grouse: variations on a territorial theme. *Auk*, 104: 77-84.

- Gilliard, E. T. 1969. *Birds of Paradise*. New York: Natural History Press.
- Glutz, U. N., Bauer, K. M. y Bezzel, E. 1973. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Frankfurt A.M.: Akademische Verlagsgesellschaft.
- Hellmich, J. 1991. La avutarda en Extremadura. Monografías de Alytes. Mérida: Adenex.
- Hidalgo, S. J. y Carranza, J. 1990. *Ecología y comportamiento de la Avutarda (Otis tarda L.)*. Cáceres: Universidad de Extremadura.
- Hogan-Warburg, A. L. 1966. Social behaviour of the Ruff, *Philomachus pugnax* (L.). *Ardea* 54: 109-229.
- Höglund, J. y Alatalo, R. V. 1995. *Leks*. New Jersey: Princeton University Press.
- Höglund, J. y Robertson, J. G. M. 1990. Female preferences, male decision rules and the evolution of leks in the great snipe, *Gallinago media*. *Animal Behaviour*, 40: 15-22.
- Holloran, M. J. y Anderson, S. H. 2005. Spatial distribution of Greater Sage-Grouse nests in relatively contiguous sagebrush habitats. *Condor*, 107: 742-752.
- Ivlev, V. S. 1961. *Experimental ecology of the feeding of fishes*. New Haven: Yale University Press.
- Jiguet, F., Arroyo, B. y Bretagnolle, V. 2000. Lek mating systems: a case study in the Little Bustard *Tetrax tetrax*. *Behavioural Processes*, 51: 63-82.
- Johnsgard, P. A. 1991. *Bustards, hemipodes, and sandgrouse. Birds of dry places*. Oxford: Oxford University Press.
- Johnsgard, P. A. 1994. *Arena birds: sexual selection and behavior*. Washington and London: Smithsonian Institution Press.
- Kruijt, J. P. y de Vos, G. J. 1988. Individual variation in reproductive success in male black grouse, *Tetrao tetrix* L. In: *Reproductive success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems*. (Clutton-Brock, T. H., Editor), pp. 279-290.
- Kruijt, J. P., de vos, G. J. y Dossema, I. 1972. The arena system of the black grouse (*Lyrurus tetrix tetrix* (L)). *Proc. Int. Ornithol. Congr.*, 15: 399-423.
- Landau, H. G. 1951. On dominance relations and the structure of animal societies. 1. Effect of inherent characteristics. *Bull. Math. Biophys*, 13: 1-19.
- Lane, S. J., Alonso, J. C. y Martín, C. A. 2001. Habitat preferences of great bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: are potentially suitable areas unoccupied? *Journal of Applied Ecology*, 38: 193-203.
- Ligon, J. D. 1999. *The evolution of avian breeding systems*. Oxford: Oxford University Press.
- Martín, C. A. 2001. Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid. Universidad Autónoma. Madrid. Tesis doctoral
- Martín, E. 1997. Dispersión juvenil y cuidado maternal en la avutarda (*Otis tarda*). Universidad Autónoma. Madrid. Tesis doctoral
- McDonald, D. B. y Potts, W. K. 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. *Science* 266: 1032-1032.
- Morales, M., Alonso, J. C., Matín, E. y Alonso, J. A. 1996. Mating system in the great bustard: a review of published work in light of recent radiotracking results. In: *Conservación de las aves esteparias y su hábitat* (Sanz-Zuasti, J. F. J., Editor), pp. Valladolid: Junta de Castilla y León.
- Morales, M. B. 2000. Ecología reproductiva y movimientos estacionales en la avutarda (*Otis tarda*). Universidad Complutense. Madrid. Tesis doctoral

- Morales, M. B., Alonso, J. C., Alonso, J. A. y Martín, E. 2000. Migration patterns in male Great Bustards (*Otis tarda*). *Auk*, 117: 493-498.
- Morales, M. B., Alonso, J. C., Martín, C., Martín, E. y Alonso, J. A. 2003. Male sexual display and attractiveness in the great bustard *Otis tarda*: the role of body condition. *Journal of Ethology*, 21: 51-56.
- Morales, M. B., Jiguet, F. y Arroyo, B. 2001. Exploded leks: what bustards can teach us. *Ardeola*, 48: 85-98.
- Morales, M. B. y Martín, C. A. 2002. Great Bustard. In: *BWP Update, The Birds of the Western Palearctic*, pp. 217-232. Oxford: Oxford University Press.
- Oring, L. W. 1982. Avian mating systems. In: *Avian Biology* (Farner, D. S., King, J. R. y Parkes, K. C., Editores), pp. 1-92. New York: Academic Press.
- Osborne, P. E., Alonso, J. C. y Bryant, R. G. 2001. Modelling landscape-scale habitat use using GIS and remote sensing: a case study with great bustards. *Journal of Applied Ecology*, 38: 458-471.
- Palacín, C. 2007. Comportamiento migratorio de la Avutarda Común en la Península Ibérica. Universidad Complutense. Madrid. Tesis doctoral
- Payne, R. B. 1984. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithological Monographs*, 33: 1-52.
- Phillips, J. B. 1990. Lek behaviour in birds: do displaying males reduce nest predation?. *Animal Behaviour*, 39: 555-565.
- Pruett-Jones, S. G. 1988. Lekking versus solitary display: temporal variations in dispersion in the buff-breasted sandpiper. *Animal Behaviour*, 36: 1740-1752.
- Schroeder, M. A. y Robb, L. A. 2003. Fidelity of greater sage-grouse *Centrocercus urophasianus* to breeding areas in a fragmented landscape. *Wildlife Biology*, 9: 291-299.
- Schulz, G. E. F. 1927. Über die Balzstellung der Großtrappe (*Otis t. tarda* L.). *Beitr. Fortpflanzungsbiol*, 3: 73-76.
- Siewert, H. 1939. Die Balz des Grosstrappen. *Z. Jagdkunde*, 1: 5-36.
- Sterbetz, I. 1981. Comparative investigation into the reproduction behaviour of monogamous, polygamous and unmated great bustard populations in south-east Hungary. *Aquila*, 87: 31-47.
- Thery, M. 1992. The evolution of leks through female choice: differential clustering and space utilization in six sympatric manakins. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 30: 227-237.
- Wagner, R. H. 1998. Hidden leks: sexual selection and the clustering of avian territories. *Ornithological Monographs*, 49: 123-145.
- Weatherhead, P. J. y Boak, K. A. 1986. Site infidelity in song sparrows. I. *Animal Behaviour*, 34: 1299-1310.
- Wegge, P. y Rolstad, J. 1986. Size and spacing of capercaillie leks in relation to social behavior and habitat. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19: 401-408.
- Widemo, F. 1997. The social implications of traditional use of lek sites in the ruff *Philomachus pugnax*. *Behavioral Ecology*, 8: 211-217.
- Wiley, R. H. 1991. Lekking in birds and mammals: behavioral and evolutionary issues. *Advances in the Study of Behavior* 20: 201-291.
- Wittenberger, J. F. 1979. The evolution of mating systems in birds and mammals. In: *Handbook of Behavioral Neurobiology*. (Ed. by Marler, P. y Vandenberg, J.). New York: Plenum Press.

3. Expresión de los caracteres sexuales secundarios en machos adultos: relaciones con edad, tamaño corporal y comportamiento reproductivo

Introducción

Tanto los modelos de selección sexual como los resultados de numerosos estudios empíricos, sugieren que los caracteres sexuales secundarios adquieren en los machos un grado de desarrollo que depende del estado fisiológico o condición corporal del individuo y de su edad revisiones en (revisiones en Manning, 1985; Andersson, 1994). Así, por ejemplo, el tamaño de la cuerna de los ciervos, o el de la cola de muchas especies de aves, reflejan a menudo, por un lado, la edad del individuo, y, por otro, su condición física, de manera que dichos caracteres sexuales secundarios pueden actuar como indicadores de calidad del macho durante la reproducción. Se sabe que el grado de expresión de los caracteres sexuales secundarios está regulado hormonalmente, y que la producción de testosterona disminuye rápidamente cuando el estado nutricional es deficiente (Wingfield, 1980; Wingfield et al., 1987; Ligon et al., 1990)

La correlación entre desarrollo de los caracteres y la edad puede ser, en parte, debida a la mejor condición física que probablemente alcancen, en promedio, los machos de mayor edad, como consecuencia de su mayor experiencia en la consecución del alimento. En algunas especies de aves se ha visto que la longitud de las plumas ornamentales de la cola aumenta a lo largo de cinco a diez años (Davison, 1981; Smith, 1982; Manning, 1989). La relación entre edad y expresión de caracteres sexuales secundarios puede ser un indicador de viabilidad del macho útil para las hembras, al permitir a éstas elegir entre los machos aquellos que han alcanzado mayor longevidad, simplemente seleccionando los que presentan un mayor grado de expresión de determinados caracteres sexuales secundarios. En este sentido, la teoría sobre *estrategias vitales* (*life history*) predice, junto a un incremento en el éxito reproductivo con la edad, al menos a lo largo de los primeros años tras la madurez reproductiva, también un aumento gradual en el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios, al estar éstos sujetos a las mismas presiones de selección que el esfuerzo reproductivo (Andersson, 1994 págs. 241-242). Algunos de estos caracteres, como coloridos más llamativos, pueden ser utilizados en procesos de competencia intrasexual por el acceso a hembras (Butcher y Rohwer, 1989). Otros, como los colores derivados de carotenoides, se obtienen frecuentemente de determinados nutrientes, y, por tanto, pueden reflejar la habilidad del macho en la obtención de alimento (Ralph, 1969; Hill, 1992).

Es difícil determinar la importancia relativa de los dos tipos de fuerzas selectivas que fueron ya identificadas por Darwin (1871), y que aún hoy son reconocidas como base de la selección sexual, la *competencia intrasexual* entre machos por el acceso a las hembras y la *elección de pareja* por parte de éstas (Andersson, 1994). Mientras que numerosos datos empíricos apoyan la idea de que tamaños corporales grandes y

determinadas partes del cuerpo que los machos utilizan como armas durante sus combates han sido seleccionados por competencia intrasexual, parece que otros caracteres, tales como colores llamativos, algunas plumas ornamentales, u otras señales visuales han debido evolucionar unas veces por un mecanismo de selección de pareja, otras por competencia intrasexual, y otras por combinación de ambos procesos (Butcher y Rohwer, 1989).

Las especies que se reproducen mediante sistemas de apareamiento poligínicos tipo *lek* han sido objeto favorito de estudio en numerosas investigaciones sobre selección sexual, aportando ideas y resultados sumamente interesantes para el desarrollo de dicha teoría (Bradbury y Gibson, 1983; Balmford, 1991; Wiley, 1991; Johnsgard, 1994). Sin embargo, no se han llegado aún a comprender todos los detalles de los mecanismos y las consecuencias del proceso de selección sexual, así como acerca de la utilidad o significado de muchos de los adornos o elementos morfológicos de carácter sexual de muchas especies. Con nuestro estudio sobre la Avutarda hemos pretendido contribuir a incrementar dicho conocimiento. Esta especie es, como hemos visto, y según la bibliografía disponible actualmente, la que presenta un mayor grado de dimorfismo sexual de la Clase Aves (Payne, 1984) (ver capítulo 1). Además, los machos de Avutarda desarrollan en primavera algunos caracteres morfológicos que utilizan durante sus exhibiciones sexuales. Dos de dichas estructuras son características de esta especie, las *barbas* y el llamativo *diseño del cuello o gola*, que sólo se desarrollan durante la estación reproductiva, siendo exhibidas durante la fase de establecimiento de jerarquías en el grupo de machos al final del invierno, así como durante el cortejo de las hembras previo a la cópula. En Alonso et al. (2006) ya se han descrito los detalles sobre el desarrollo de los mismos con la edad, así como a lo largo de la primavera.

Estos dos rasgos morfológicos son caracteres sexuales secundarios de los machos adultos de la especie, no existiendo en las hembras, y diversos autores han señalado que van adquiriendo un desarrollo progresivamente más marcado con la edad (Gewalt, 1959; Glutz et al., 1973; Cramp y Simmons, 1980). Según estos autores, las barbas crecen cada año en longitud y en número, y el cuello presenta diseños más llamativos a medida que el macho envejece. Sin embargo, en un estudio con machos cautivos no se encontró correlación entre la edad y el número de barbas o desarrollo de la gola, aunque sí entre edad y longitud de las barbas (Hidalgo y Carranza 1990; Carranza y Hidalgo, 1993). Número de barbas y desarrollo de gola sí estuvieron correlacionados con el peso, por lo que estos autores concluyeron que los dos caracteres eran probablemente indicadores del estado de salud de cada macho en una primavera concreta. Las barbas y la gola, como caracteres epigámicos desarrollados seguramente mediante un proceso de selección sexual, podrían en efecto, ser indicadores de la condición física del individuo (Andersson, 1982; Hamilton y Zuk, 1982). No obstante, la validez de las conclusiones del mencionado estudio queda limitada por el hecho de tratarse de machos cautivos, en los que el desarrollo de los caracteres sexuales pudo estar influido por deficiencias en la alimentación, alteraciones en la actividad hormonal, o anomalías en el desgaste del plumaje, motivadas por la cautividad. Por último, en un reciente estudio con una pequeña muestra de individuos en libertad sí se encontró correlación entre el desarrollo del diseño del cuello y la edad (Morales et al., 2003), contradiciendo en parte los resultados obtenidos en el estudio en cautividad anterior, aunque no se pudo establecer relación entre edad, condición física y grado de desarrollo

de los mencionados caracteres sexuales secundarios, debido al pequeño tamaño de muestra utilizado.

Existe, por tanto, controversia sobre el grado de correlación de dichos caracteres epigámicos con la edad y/o con la condición física, y no hay estudios que analicen con un tamaño de muestra suficiente las relaciones entre edad, tamaño y desarrollo de dichos caracteres en libertad, por lo que sus funciones no están aún del todo claras. En el presente estudio hemos medido distintas variables biométricas, así como la longitud y el número de barbas, y categorizado el desarrollo del cuello en una muestra de machos marcados a diferentes edades y seguidos a lo largo de varios años en libertad, lo que nos ha permitido contribuir al esclarecimiento de las relaciones entre edad, peso, tamaño corporal y desarrollo de caracteres sexuales en los machos de esta especie. Hemos relacionado el peso, el tamaño corporal y la edad de los machos con el desarrollo de las barbas alcanzado, tanto durante la fase de apareamiento, como durante la fase previa de establecimiento de jerarquías, en un intento de aclarar si dicho carácter sexual resulta favorecido por competencia intrasexual o por elección de pareja. También hemos estudiado estas relaciones con el desarrollo del diseño del cuello o gola, esta vez sólo durante la fase de apareamiento, momento en el que dicho carácter adquiere su máximo grado de expresión. Por último, para confirmar si los caracteres sexuales estudiados pueden servir de indicadores de la condición física del macho, hemos determinado si existe relación entre grado de expresión de dichos caracteres y éxito reproductivo, analizando las variaciones interanuales en el desarrollo de los dos caracteres sexuales estudiados y relacionándolas con las variaciones en dos parámetros de esfuerzo reproductivo (tasa de exhibición sexual y duración del periodo de exhibición en solitario), y con dos indicadores de éxito reproductivo (nº de hembras atraídas y éxito de cópula).

Métodos

Captura, marcaje y biometría

En este estudio utilizamos una muestra de 86 machos adultos, es decir, ≥ 4 años, de acuerdo a los criterios definidos en Alonso et al. (2006). Dicha muestra se completa con datos de dos individuos capturados de pollos, recogidos durante su edad adulta. Todos los adultos (63 en Madrid, 1996-2001, el resto en diversas provincias de España, 1994-2001) fueron capturados con red y marcados con placas alares en enero-febrero, periodo que representa la fase de establecimiento de jerarquías en el grupo de machos. De éstos, 42 fueron marcados, además, con emisores de radio en la provincia de Madrid en 1996-2001, y observados a lo largo de 1-6 años siguientes a su captura, para determinar el grado de expresión de sus caracteres sexuales secundarios. Por último, para estudiar la relación entre grado de expresión de caracteres sexuales y esfuerzo y éxito reproductivos se utilizó una muestra de 14 machos de Madrid, de los que se disponía de datos tanto de valoración de caracteres sexuales como de comportamiento reproductivo de dos o más años consecutivos.

Las variables biométricas estudiadas se detallan en el capítulo 1. Además de las variables biométricas convencionales descritas en dicho capítulo, se midió en cada macho la longitud y cantidad de barbas:

longitud de las barbas: distancia entre el extremo del pico y el extremo de la barba más larga; aunque otros autores miden estas plumas desde su nacimiento, nosotros preferimos medirlas desde el extremo del pico para facilitar el apoyo de la regla y evitar tener que buscar el origen de las barbas, reduciendo así considerablemente el tiempo de manejo de los individuos tras su captura;

número de barbas: cantidad de barbas sólo en uno de los lados; sólo se contaron las verdaderas barbas, plumas largas con raquis fino, distinguibles del resto de plumas más cortas de esa zona por su característica morfología.

Estas medidas de desarrollo de barbas fueron relacionadas con la biometría durante la fase de establecimiento de jerarquías, que tuvo lugar poco después de la captura. Sin embargo, el carácter *diseño del cuello* o *gola* no fue medido durante dicha fase, por no haberse alcanzado aún en la misma un desarrollo completo de dicho carácter.

La muestra inicial se fue reduciendo cada año, debido, por una parte, a la muerte o desaparición de individuos; por otra, a que no todos los individuos fueron estudiados el mismo número de años, al haber sido marcados en temporadas distintas (1995-2002).

Categorización fenotípica y estudio del comportamiento reproductivo de los machos durante la fase de apareamiento

Para categorizar el grado máximo de expresión de los caracteres sexuales estudiados, *longitud y número de barbas y diseño del cuello*, durante la fase de apareamiento, y relacionarlo con el comportamiento reproductivo, se realizaron cada año varios periodos de observación, de entre 60 y 2250 minutos, de cada uno de los machos a lo largo del mes de abril, durante el periodo principal de exhibición de la mañana, utilizando telescopios Nikon 15-45x, Optolyth 20-60x y Questar 60-90x, desde puntos estratégicos que permitían la observación continuada del individuo, y la toma de notas y esquemas detallados de sus barbas y cuello. Para cada macho se obtuvieron así cada primavera, repartidos en días diferentes, entre 2 y 6 valores de *categoría de barbas* y *categoría de cuello* (ver siguiente párrafo), a partir de los cuales se calculó un valor medio representativo para cada año. Sólo se incluyeron aquellos individuos que pudieron ser observados detalladamente en condiciones óptimas durante varias semanas a lo largo de cada primavera.

Las categorías de barbas y cuello utilizadas fueron las definidas en Alonso et al. (2006) *barbas 0*: sin barbas; *barbas 1*: aquellas que presentaban un desarrollo incipiente, sobrepasando en pocos cm la comisura del pico; *barbas 2*: aquellas que, visto el macho de perfil, alcanzaban la línea posterior del cuello; *barbas 3*: aquellas que, visto el macho de perfil, sobresalían claramente por la parte posterior del cuello; *cuello 0*: delgado, de color gris plomo uniforme, con base entreverada de castaño, y en ocasiones una ligerísima banda muy estrecha de color castaño claro a modo de orla en la base del cuello, más marcada en su parte dorsal; *cuello 1*: algo más grueso, con la mitad inferior del cuello de color castaño no demasiado intenso y resto totalmente gris, algo más claro que en la categoría anterior, aunque sin nada de blanco; *cuello 2*: algo más grueso que el anterior, con ancha banda de color castaño intenso en la base, cuello medio de color ocre-amarillento, y cuello superior blanco-grisáceo claro tendiendo a

más claro a medida que avanza la primavera, limitando por la parte superior con el gris de la mandíbula inferior; las tres franjas del cuello, inferior castaña, media ocre-amarillenta y superior blancuzca, ocupan sectores aproximadamente equivalentes en altura; *cuello 3*: cuello muy grueso, con plumas de la gola muy largas y colgantes por la parte frontal, con banda en la base de color castaño muy intenso, prácticamente caoba, no tan ancha como en cuello 2, y cuello medio y superior de color blanco marfil muy intenso o blanco casi puro, que llega hasta la mandíbula inferior; en los tramos castaño y marfil se suele apreciar una franja residual de color amarillento, recuerdo del tramo medio de dicho color en la categoría anterior; por último, en esta categoría 3 suele ser visible, aún en reposo, la zona de piel desnuda que parte de la mandíbula inferior hacia el cuello medio. Las situaciones intermedias fueron calificadas como 0.5, 1.5 y 2.5, de forma que para cada uno de los dos caracteres estudiados se dispuso de 7 categorías.

Los parámetros de comportamiento y éxito reproductivo con los que se relacionó el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios fueron los siguientes: (a) *tasa de exhibición sexual*: porcentaje de tiempo que cada macho empleó en exhibirse sobre el tiempo total de observación (sólo se consideró la postura de exhibición plena, o ‘rueda 3’, además de los intervalos que empleó en ‘rueda 0’ entre dos periodos de ‘rueda 3’ – ver detalles de las distintas fases de la rueda en el capítulo 5; (b) *duración del periodo de exhibición en solitario*: número de días a lo largo de la primavera desde la primera vez en la que un macho fue visto exhibiéndose en solitario hasta que se reintegró de nuevo al bando de machos; (c) *número medio de hembras atraídas* a menos de 100 metros de distancia del macho (un dato por hora a lo largo del periodo de observación), y (d) *éxito de cópula*: número de cópulas más intentos de cópula, considerando como éstos últimos aquellas ocasiones en las que el macho fue visitado por una o más hembras, que no llegaron a copular con él, pero que se acercaron a muy corta distancia del macho, incluso llegando a rodearle y/o picarle las plumas del abdomen (ver detalles de esta definición de intento de cópula, así como de una cópula típica, en el capítulo 5). Estos parámetros se midieron para cada individuo durante los periodos matinales de observación de entre 60 y 2250 minutos a lo largo del mes de abril mencionados antes.

Estimación de la edad de los machos capturados de adultos

Antes de asignar edades a los machos capturados de adultos, exploramos en ellos las correlaciones entre biometría y desarrollo de las barbas (longitud y número). En los 42 machos de esta muestra que fueron observados detalladamente a lo largo de varios años consecutivos estudiamos la variación de los caracteres sexuales con la edad, denominando edad “ad” a la del año de captura, “ad+1” la del año siguiente, y así sucesivamente, hasta un máximo de 6 años. Posteriormente, dado que nuestro principal objetivo era poder analizar conjuntamente la influencia de biometría y edad en el desarrollo de los caracteres sexuales, asignamos a cada macho una edad estimada, siguiendo los criterios detallados en Alonso et al. (2006).

Análisis estadísticos

Se realizó un análisis de correlación de Pearson entre variables de biometría, longitud y número de barbas, una vez realizadas las transformaciones necesarias para normalizar sus distribuciones. En el caso de las relaciones entre variables biométricas y *categorías*

de cuello y barbas asignadas a cada macho mediante observación en el campo, o entre variables biométricas y edades asignadas en función de los valores de dichas categorías, se empleó la correlación no paramétrica de Spearman, excepto cuando fue necesario incluirlas en un análisis de correlación múltiple parcial. Éste se empleó para estudiar los efectos conjuntos de peso, biometría y edad sobre el desarrollo de los caracteres sexuales. Para estudiar la correspondencia entre las variaciones interanuales en el grado de expresión de los caracteres sexuales secundarios y las de las tasas de comportamiento reproductivo se utilizó el test de la probabilidad exacta de Fisher. Los tests fueron en todos los casos de dos colas. Otros detalles de análisis estadísticos se especifican en las secciones correspondientes de Resultados.

Resultados

Variación interindividual

Considerando sólo los machos capturados en febrero, para excluir la variación estacional ya descrita en el capítulo 1, se apreció una considerable variabilidad en tres de los caracteres biométricos medidos: peso, y longitud y número de barbas. Teniendo en cuenta que todos eran adultos (≥ 4 años de edad), llama la atención el gran intervalo de variación entre mínimos y máximos en el peso, y en la longitud y cantidad de barbas, con valores mínimos que representaron tan solo el 58%, 56% y 23% de los máximos respectivos, y coeficientes de variación que oscilaron entre el 10.7 y el 33.3% (ver Tablas 1.1.a y 1.2 en capítulo 1). El resto de variables no mostró tan alto grado de variabilidad interindividual.

Relación entre tamaño y caracteres sexuales secundarios

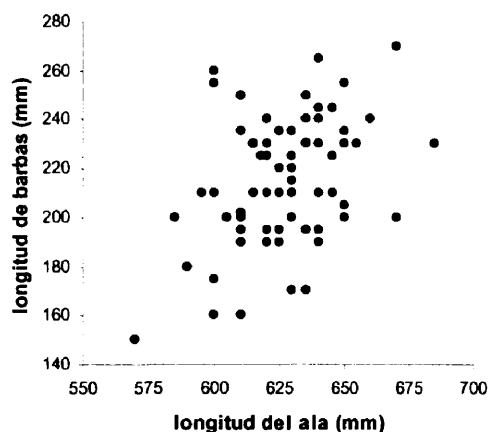
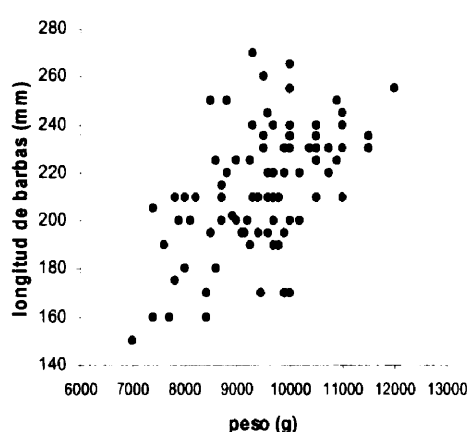
Longitud y cantidad de barbas estuvieron muy significativamente correlacionadas entre sí, así como con peso y distintas medidas lineales (Tabla 3.1, Figs. 3.1 y 3.2). Estas relaciones fueron estudiadas mediante análisis de correlación parcial durante las dos fases principales de la exhibición sexual de los machos: establecimiento de jerarquías en febrero (competencia intrasexual) y apareamiento en abril (elección de pareja por las hembras) (Tabla 3.2).

En febrero, controlando el efecto del peso, la longitud de las barbas sólo mostró correlación significativa con longitud de cabeza y longitud de pico-narina, y el número de barbas, con la longitud de cola. Cuando controlamos el efecto de cada una de las variables de biometría, tanto longitud, como número de barbas mostraron correlación significativa o marginalmente significativa con el peso. Estos resultados sugieren que el desarrollo de las barbas en febrero puede ser un buen indicador del peso del macho y, en menor medida, quizá también del tamaño de sus cabezas y picos, pero no del tamaño corporal.

Tabla 3.1. Relación entre desarrollo de las barbas y variables biométricas de machos adultos medidas durante el marcaje en los años 1997-2004. Se presenta la muestra de adultos capturados sólo en invierno (a), así como la de dichos individuos, sumados a los capturados en primavera (b). En negrita se señalan las correlaciones significativas (valores de $p \leq 0.05$). P= peso, LB= longitud de las barbas, NB= número de barbas, LAA= longitud del ala (arco), LAC= longitud del ala (cuerda), LC= longitud de la cola, LT= longitud del tarso, LDM=longitud del dedo medio, LCA= longitud de la cabeza, ACA= anchura de la cabeza, LPC= longitud del pico (hasta la comisura), LPN= longitud del pico (hasta la narina)

(a) muestra de adultos capturados en invierno (16 enero-2 marzo)												
		NB	P	LAA	LAC	LC	LT	LDM	LCA	ACA	LPC	LPN
LB	r	0.62	0.56	0.43	0.41	0.18	0.27	0.04	0.56	0.09	0.22	0.44
	n	69	86	76	37	35	44	36	41	34	34	35
	p	0.000	0.000	0.000	0.012	0.302	0.074	0.837	0.000	0.627	0.218	0.008
NB	r		0.39	0.32	0.16	0.52	0.26	0.08	0.29	0.17	0.33	-0.01
	n		69	59	20	18	27	19	24	18	17	18
	p		0.001	0.013	0.504	0.026	0.186	0.757	0.173	0.492	0.196	0.968

(b) muestra de adultos capturados en invierno y primavera (16 enero- 15 abril)												
		NB	P	LAA	LAC	LC	LT	LDM	LCA	ACA	LPC	LPN
LB	r	0,61	0,56	0,42	0,43	0,19	0,34	0,16	0,51	-0,01	0,29	0,33
	n	73	97	87	46	43	55	45	51	43	42	44
	p	0,000	0,000	0,000	0,003	0,233	0,011	0,286	0,000	0,955	0,067	0,030
NB	r		0,43	0,28	0,09	0,27	0,21	0,04	0,26	-0,06	0,23	-0,10
	n		74	64	23	20	32	22	28	21	20	21
	p		0,000	0,026	0,672	0,245	0,255	0,843	0,190	0,799	0,322	0,673



Figuras 3.1. y 3.2. Relación de peso –como variable más asociada a la condición corporal- y longitud del ala –como mejor indicador de tamaño corporal- con longitud de barbas. La muestra utilizada en estas gráficas corresponde a la de la Tabla 3.1.a. Valores de correlación en dicha Tabla

En abril, la *categoría de barbas* se correlacionó significativamente, tanto con longitud, como con cantidad de barbas medida en febrero (respectivamente, $r_s=0.48$, $p=0.009$, y $r_s=0.41$, $p=0.029$, $n=29^1$). El análisis de regresión simple mostró que *categoría de cuello* y *categoría de barbas* estuvieron muy correlacionados entre sí ($r_s=0.440$, $p=0.017$, $n=29$), así como con el peso (respectivamente, $r_s=0.49$, $p=0.006$, y $r_s=0.59$, $p=0.001$, $n=30$), pero no con las principales medidas lineales del individuo (ala-barbas: $r_s=0.28$, $p=0.150$, $n=28$, ala-cuello: $r_s=0.29$, $p=0.128$, $n=28$, tarso-barbas: $r_s=-0.25$, $p=0.382$, $n=14$, tarso-cuello: $r_s=-0.41$, $p=0.147$, $n=14$). Al hacer correlación parcial, se mantuvieron sólo las relaciones positivas de *categoría de barbas* y *categoría de cuello* con peso, desapareciendo las relaciones de dichas *categorías* con las medidas lineales (Tabla 3.2). Ello sugiere que durante la fase de apareamientos el desarrollo de las barbas y del patrón del cuello son indicadores del peso, pero no del tamaño corporal del macho.

Tabla 3.2. Correlaciones parciales de peso, biometría y edad con desarrollo de caracteres sexuales secundarios en machos adultos, medido en febrero (durante la captura) y estimado en abril (por observación y asignación de categorías). En negrita se señalan las correlaciones significativas (valores de $p \leq 0.05$).

variable independiente	variable controlada	Variables medidas en febrero						Variables estimadas en abril					
		longitud de barbas			nº de barbas			categoría de barbas			categoría de cuello		
		r	p	n	r	p	n	r	p	n	r	p	n
PESO	LAA	0.48	0.000	76	0.25	0.057	59	0.57	0.002	30	0.46	0.015	30
	LAC	0.63	0.000	37	0.55	0.015	20	(1)					
	LC	0.67	0.000	35	0.54	0.026	18						
	LT	0.62	0.000	44	0.40	0.043	27	0.62	0.025	30	0.56	0.049	30
	LDM	0.71	0.000	36	0.58	0.011	19						
	LCA	0.48	0.002	41	0.30	0.157	24						
	ACA	0.63	0.000	34	0.68	0.003	18						
	LPC	0.69	0.000	34	0.66	0.006	17						
	LPN	0.66	0.000	35	0.70	0.002	18						
LAA	PESO	0.16	0.356	76	0.13	0.625	59	0.02	0.925	28	0.18	0.371	28
LAC		0.20	0.267	37	-0.03	0.895	20	(1)					
LC		0.07	0.713	35	0.48	0.049	18						
LT		0.18	0.321	44	0.19	0.461	27	0.26	0.388	14	-0.38	0.193	14
LDM		-0.17	0.325	36	-0.05	0.844	19						
LCA		0.33	0.038	41	0.11	0.680	24						
ACA		0.04	0.844	34	0.15	0.577	18						
LPC		0.20	0.272	34	0.32	0.229	17						
LPN		0.36	0.034	35	-0.13	0.609	18						
PESO	EDAD	0.31	0.055	44	0.34	0.035	40	0.52	0.004	30	0.42	0.022	30
EDAD	PESO	0.19	0.249	40	-0.03	0.841	40	0.44	0.020	29	0.81	0.000	29

¹ El resto de correlaciones con variables biométricas en abril no se muestran, por ser los tamaños de muestra mucho menores

¹ En estas correlaciones se consideraron, obviamente, los valores de categoría de cuello y barbas estimados en el año de captura, no en años siguientes

Relación entre edad y caracteres sexuales secundarios

En la exploración previa a la asignación de edades a los machos los valores medios de *categoría de barbas* y de *cuello* aumentaron suavemente con la edad a lo largo de los 4-5 años sucesivos siguientes al marcaje, alcanzando valores máximos antes para *barbas* que para *cuello*. (Fig 3.3). Comparando estos valores con los de la Fig. 3.4 se observa que los valores medios de *barbas* y *cuello* a la edad de captura ('ad', primera en la Fig. 3.3.) fueron similares a los valores medios observados para edades de unos 6-7 años en la Fig. 3.4, tanto para *barbas*, como para *cuello*, lo que sugiere que esta última edad (6-7 años) podría ser la media de la edad de los machos capturados de adultos.

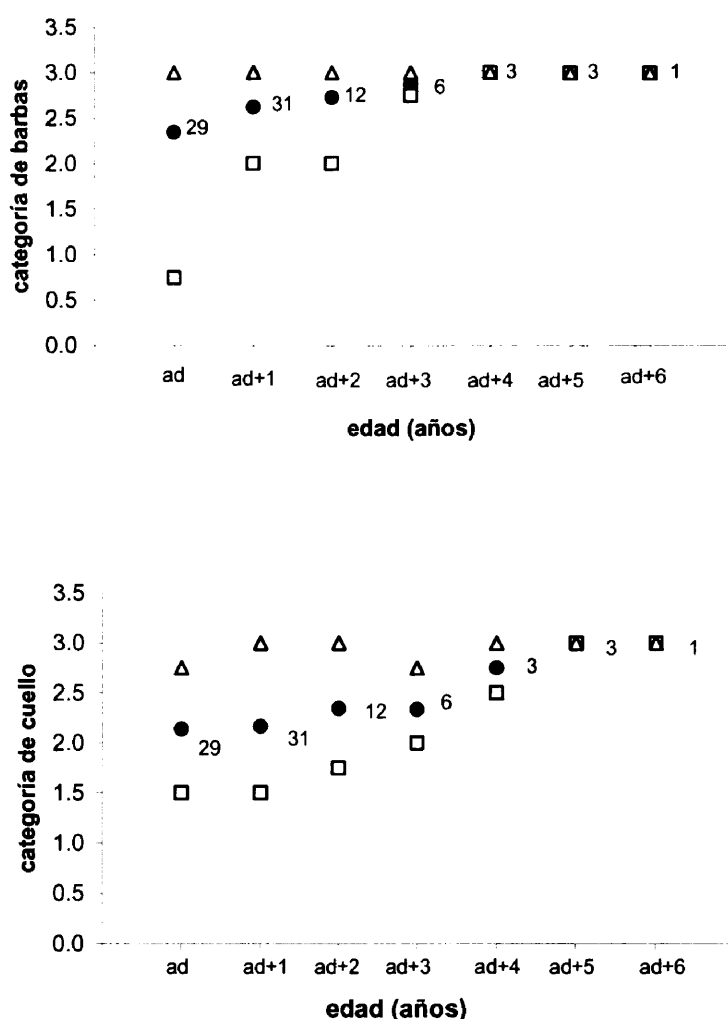


Figura 3.3. Variación de las *categorías de barbas* y *cuello* con la edad para machos capturados de adultos (edad 'ad' = ≥ 4 años), antes de asignarles una edad de acuerdo a los criterios detallados en (Alonso et al., 2006). Se indican los valores medios (•), máximos (Δ) y mínimos (\square), así como, junto a cada valor medio, el tamaño de la muestra de individuos para cada edad.

Una vez asignadas edades a los machos, las *categorías de barbas y cuello* aumentaron con la edad de manera asintótica, alcanzando valores máximos antes para *barbas* (a los 8-9 años) que para *cuello* (en torno a los 10 años) (Fig 3.4). Entre el inicio de la etapa adulta, a los 4 años, y dichas edades máximas se observó una notable variabilidad interindividual en el grado de expresión de ambos caracteres, que exploramos mediante correlación parcial, incluyendo edad y peso como variables independientes (ver más abajo, en *Influencia conjunta de condición corporal y edad sobre los caracteres sexuales secundarios*).

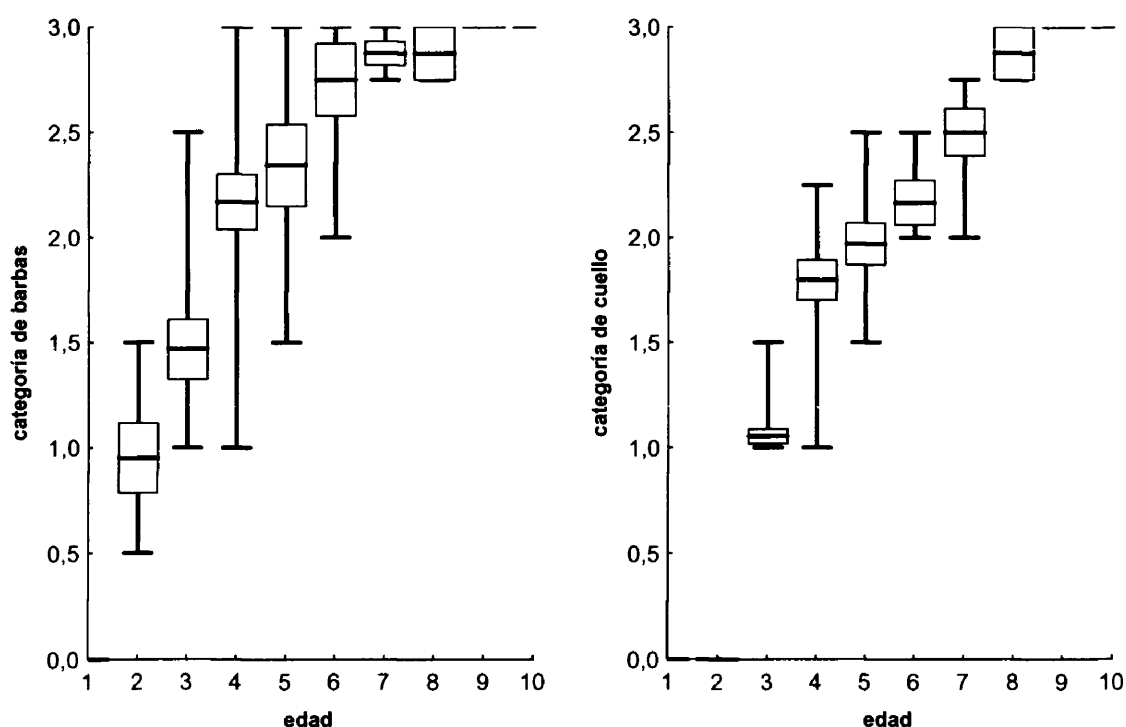
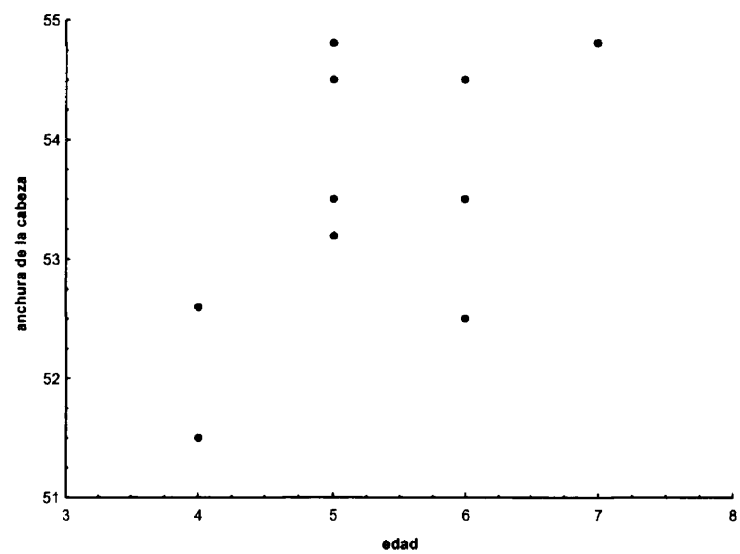
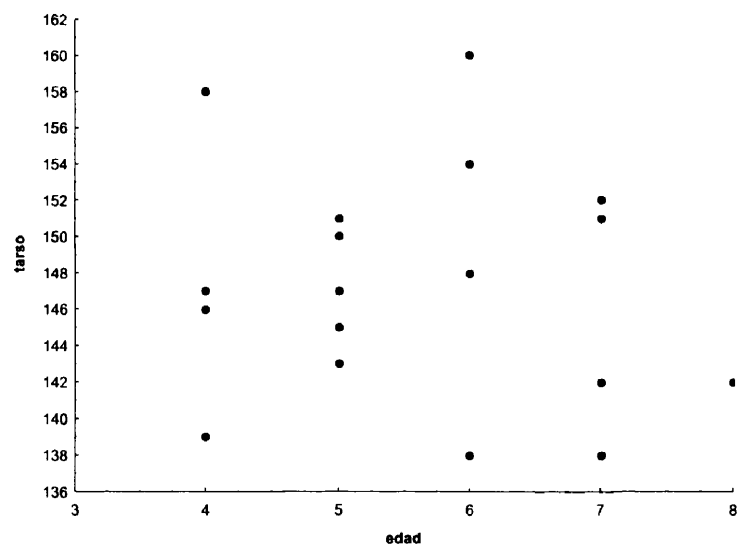
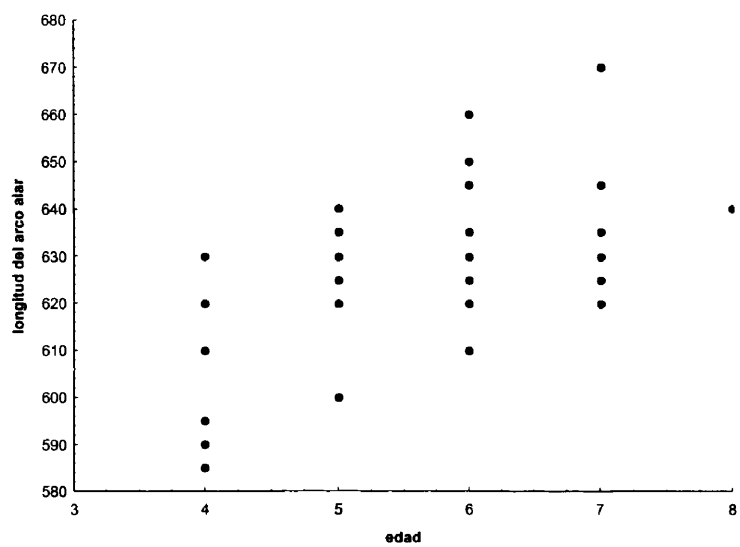


Figura 3.4. Variación de las *categorías de barbas y cuello* con la edad en machos adultos (la edad fue estimada en función de los criterios detallados en el capítulo 5 (ver también Alonso et al., 2006)).

Crecimiento biométrico con la edad en adultos

La longitud alar fue la variable biométrica que mejor correlación mostró con la edad (Fig. 3.5). Aunque ninguna otra medida corporal lineal mostró correlación significativa, parece que longitud y anchura de cabeza sí revelaron un patrón de crecimiento con la edad, si bien los tamaños de muestra fueron probablemente escasos para alcanzar la significación. En cuanto al peso, también mostró una correlación positiva con la edad ($r_s=0.396$, $p=0.010$, $n=41$), aunque dicha correlación desapareció al excluir los machos de 4 años ($r_s=0.071$, $p=0.683$, $n=35$), lo que sugiere que el peso de los machos ≥ 5 años oscila en función de variables distintas de la edad (Fig. 3.6).



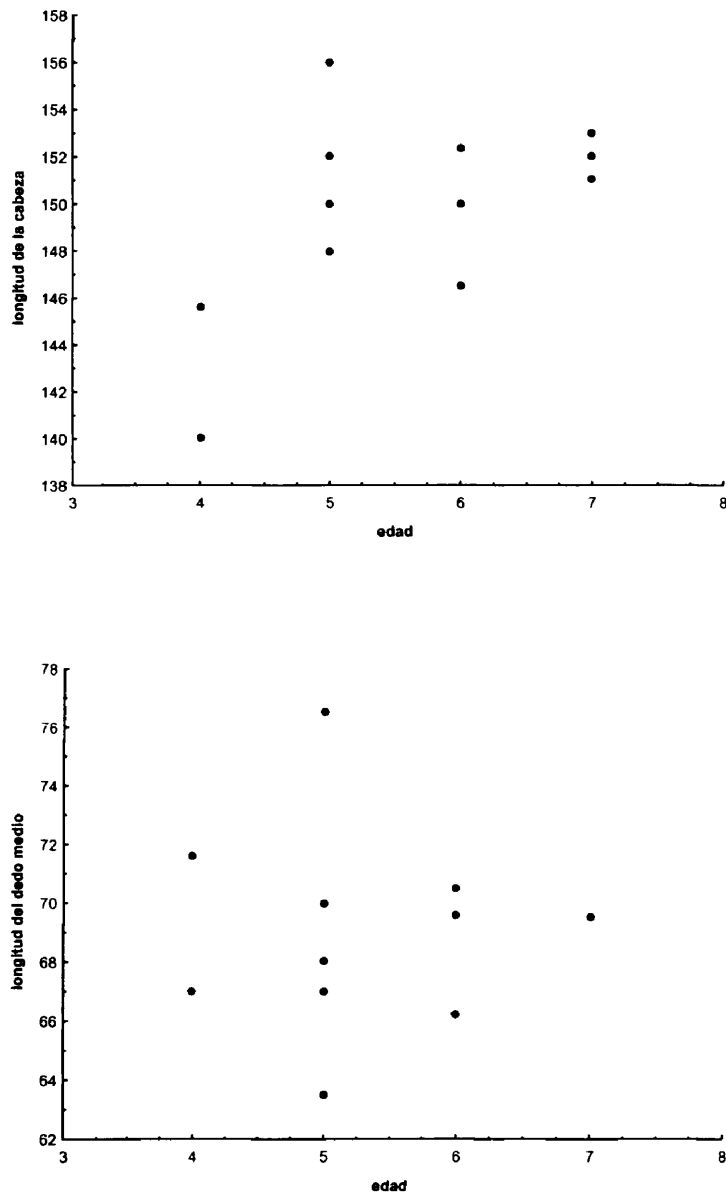


Fig. 3.5 Relación entre edad estimada y distintas medidas corporales lineales en machos adultos. El crecimiento sólo fue significativo en el caso de la longitud alar ($r_s=0.501$, $p=0.001$, $n=39$), aunque la correlaciones fueron positivas también en longitud cabeza-edad: $r_s=0.39$, $p=0.194$, $n=13$, y anchura cabeza-edad: $r_s=0.48$, $p=0.156$, $n=10$; no pareció existir correlación tarso-edad: $r_s=-0.089$, $p=0.716$, $n=19$, ni dedo medio-edad: $r_s=-0.05$, $p=0.882$, $n=11$.

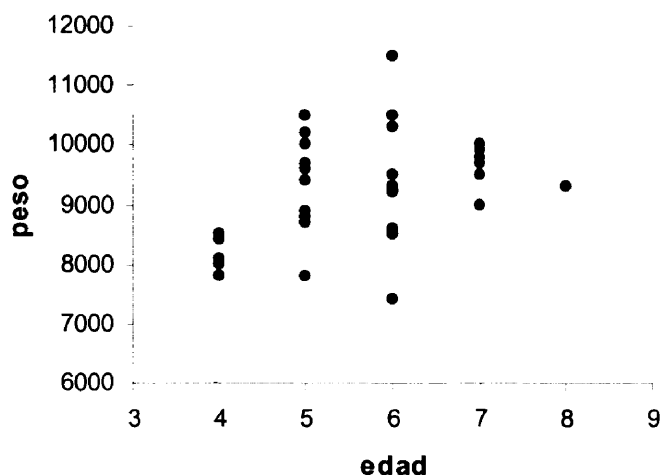


Fig. 3.6. Variación del peso con la edad en machos adultos. La correlación, significativa ($r_s=0.396$, $p=0.010$, $n=41$), desapareció al excluir los machos de 4 años ($r_s=0.071$, $p=0.683$, $n=35$).

Controlando mediante correlación parcial la variación de la longitud alar (variable indicadora del tamaño para la que disponemos de mayor muestra), el peso de los machos aumentó también entre las edades de 4 y 5 años ($r=0.49$, $p=0.032$, $n=21$), pero no a edades superiores $r=0.04$, $p=0.841$, $n=35$). Controlando la edad, el peso no aumentó con el tamaño del ala ni del tarso (respectivamente, $r=0.27$, $p=0.105$, $n=43$, y $r=-0.02$, $p=0.949$, $n=20$) pero sí con la longitud de la cabeza ($r=0.58$, $p=0.029$, $n=15$), aunque esta última relación no fue significativa en adultos de ≥ 5 años, lo que sugiere que el tamaño esquelético del macho influyó poco en el peso de los adultos, y sólo hasta la edad de 5 años, siendo luego su efecto no significativo

Influencia conjunta de peso y edad sobre los caracteres sexuales secundarios en adultos

Manteniendo constante el efecto de la edad mediante correlación parcial, se observó que los machos más pesados mostraron barbas más largas y numerosas ya en febrero, así como mayores valores de categoría de barbas y de cuello en abril (Tabla 3.2). Manteniendo constante el efecto del peso, la edad sólo mostró correlación positiva con categorías de barbas y cuello en abril, pero no con longitud ni cantidad de barbas en febrero. Es posible que la ausencia de correlación de edad con longitud y cantidad de barbas en febrero se deba a que en dicho mes las barbas aún no han alcanzado su máximo desarrollo (ver Gewalt, 1959), y que el crecimiento residual que se produce entre febrero y abril sea diferente entre unos y otros machos, según su peso y/o edad. Para explorar esta posibilidad se extrajeron los residuos de la regresión de longitud de barbas en febrero con categoría de barbas en abril. Dichos residuos se correlacionaron muy significativamente, tanto con el peso, como con la edad de los machos (Tabla 3.3). Es decir, cuanto mayor fue el peso de un macho en febrero, o mayor su edad, mayor crecimiento adicional experimentaron sus barbas entre febrero y abril. Sin embargo, el efecto de ambas variables fue distinto según la edad de los machos. En la submuestra de

machos de < 6 años fue el peso la variable más importante, mientras que en los de ≥ 6 años lo fue la edad (Tabla 3.3). Es decir, entre los machos de menor edad las barbas continuaron creciendo entre febrero y abril en mayor medida en los más pesados, mientras que en los de edad más avanzada las barbas siguieron creciendo entre dichos meses en mayor medida en los más viejos. Ello explicaría que el desarrollo de las barbas se correlacione con la edad en abril, cuando aquellas ya han adquirido su longitud máxima, y no en febrero (ver Tabla 3.2). Se confirma, pues, que durante la fase de establecimiento de jerarquías en febrero el desarrollo de las barbas es un buen indicador del peso en todos los machos, mientras que durante la fase de cópulas también es indicador de la edad.

Tabla 3.3. Correlaciones de peso y edad con el grado de crecimiento de las barbas entre febrero y abril. Este grado de crecimiento se ha estimado mediante los residuos de la regresión entre longitud de barbas en febrero y categoría de barbas en abril. En negrita, valores significativos ($p < 0.05$).

	r	p	n
<i>Todos los individuos:</i>			
residuos vs peso	0.58	0.001	28
residuos vs edad	0.55	0.003	28
<i>Machos < 6 años:</i>			
residuos vs peso	0.57	0.035	14
residuos vs edad	0.40	0.153	14
<i>Machos ≥ 6 años:</i>			
residuos vs peso	0.38	0.179	14
residuos vs edad	0.56	0.039	14

Variaciones interanuales en los caracteres sexuales secundarios en un mismo individuo, y su relación con el comportamiento reproductivo

Los valores de categoría de barbas y de cuello de un macho adulto normalmente aumentaron entre años consecutivos, hasta alcanzar los valores máximos. Sin embargo, en algunos individuos dichos valores descendieron, o bien no aumentaron, entre algunos pares de años consecutivos. Se observó disminución entre años consecutivos en un 7.8 % de los casos para barbas y 19.6 % para cuello, sobre un total de 51 comparaciones entre pares de años consecutivos en la muestra de machos marcados. El valor permaneció sin cambios en otro 9.8 % de casos para barbas y 15.7 % para cuello (Tabla 3.4). En todos los casos de disminución de barbas (4 casos), ésta fue asociada también una disminución (1 caso) o ausencia de aumento (3 casos) del valor de cuello. En 2 casos en los que el valor de barbas permaneció invariable entre años, el valor del cuello creció. En cuanto a los aumentos en el valor de barbas, en la mayor parte de ellos (14 casos) también aumentó el valor de cuello, mientras que sólo en 6 disminuyó o permaneció invariable. En resumen, cuando el valor de cuello aumentó, también tendió a aumentar el de barbas, y cuando el de cuello no varió o disminuyó, se observó esta

misma tendencia en el de barbas. Es decir, existió una correspondencia significativa entre el cambio de valor de las barbas y el del cuello ($p = 0.04$, test de la probabilidad exacta de Fisher).

Estos cambios entre años en el grado de expresión de los caracteres sexuales secundarios estuvieron asociados a dos de los cuatro parámetros de comportamiento reproductivo estudiados, la tasa de exhibición sexual, y el éxito de cópula (ver Tablas 3.4 y 3.5). No se observaron relaciones significativas con los otros dos parámetros, la duración en días del periodo de exhibición en solitario, y la cantidad de hembras atraídas. Los resultados mostraron que cuando aumentó de un año a otro el grado de expresión de uno o ambos caracteres sexuales, el macho tendió a incrementar su tasa de exhibición sexual, y a obtener un mayor éxito de cópula. Cuando no se produjo aumento en el grado de expresión de uno o ambos caracteres, tampoco se observó en general incremento en las tasas de exhibición ni de cópula. Estudiando cada uno de los caracteres por separado, también se observaron asociaciones significativas en el caso del cuello, y marginalmente significativas o no significativas en el caso de las barbas.

Tabla 3.4. Correspondencia de variaciones entre pares de años consecutivos en cuatro tasas de comportamiento reproductivo con variaciones en categoría de barbas y de cuello.
vm= el primero de los años de ese par de años el macho ya tenía el valor máximo (=3.0) para ese carácter)

Individuo	años comparados	Variación en categoría del carácter sexual		Variación en parámetros de comportamiento			
		barbas	cuello	nº días exhibición solitario	nº hembras atraídas a <100m	tasa de exhibición	tasa de cópula
AbVti99	1-2	+0.17	-0.25	+8.0	+0.3	-0.5	0.0
CruznAti99	2-3	vm	+0.40	-2.5	-0.8	+1.8	-1.5
CvB98	1-2	+1.0	+0.75	-7.5	-0.6	+0.5	+0.4
	2-3	0.0	+0.13	+26	+0.1	+12.4	+0.7
DbV95	1-2	+0.13	+0.62	+1		+3.7	+0.9
	2-3	+0.37	+0.20		+0.5	+11.8	-0.9
EaNti99	1-2	vm	+0.33	-0.5	+1.6	+11.1	+0.6
HvBti99	1-2	+0.5	+0.25	-2	+3	+7.1	+0.3
	2-3	vm	vm	+6	+1	-4.4	+8.0
JnAti99	1-2	-0.25	0.0	12.5	-2.2	+8.9	-0.7
KnA98	1-2	vm	-0.05	-5.0	+0.6	+17.5	0.0
	2-3	vm	-0.20	+15.5	-0.5	-10.9	0.0
LvB97	1-2	-0.50	-0.75				
	2-3	+0.75	+0.50		-3.5	+24.1	+2.3
RosconA96	1-2	+0.25	0.0	-13	-1.7	-4.9	+0.2
RoscovBti98	1-2	vm	+0.75	+10.0			
TvB97	1-2	+0.50	+1.0	0.0	-3.5	+2.5	0.0
UaNti99	1-2	0.0	-0.25	-23.0	+2.4	-10.3	-0.9
	2-3	+1	0.0		+4.7	-21.7	-1.6
ZbVti98	1-2	+1	-0.17	+12.0	+1.0	-0.4	0.0

Tabla 3.5. Resultados del análisis de asociación entre las variaciones interanuales en el grado de expresión de los caracteres sexuales secundarios y tasas de comportamiento reproductivo en machos adultos. Los valores numéricos son las cantidades de casos, sobre el total de 51 comparaciones entre pares de años consecutivos.

Tasa de exhibición vs uno ó ambos caracteres sexuales:			p (probabilidad exacta de Fisher, 2 colas)
	≤ tasa exhibición	> tasa exhibición	
≤ valor barbas y/o cuello	7	2	0.008
> valor barbas y cuello	1	8	
sólo barbas:			
	≤ tasa exhibición	> tasa exhibición	
≤ valor barbas	4	1	0.131
> valor barbas	4	8	
sólo cuello:			
	≤ tasa exhibición	> tasa exhibición	
≤ valor cuello	6	2	0.015
> valor cuello	1	8	
Tasa de cópula vs uno ó ambos caracteres sexuales:			
	≤ tasa cópula	> tasa cópula	
≤ valor barbas y/o cuello	4	0	0.010
> valor barbas y cuello	1	7	
sólo barbas:			
	≤ tasa cópula	> tasa cópula	
≤ valor barbas	2	0	0.067
> valor barbas	1	7	
sólo cuello:			
	≤ tasa cópula	> tasa cópula	
≤ valor cuello	3	1	0.033
> valor cuello	1	6	

Discusión

Crecimiento en tamaño y peso con la edad en machos adultos

Nuestros resultados de aumento de la longitud del ala, principal indicadora del tamaño, y quizá de longitud y anchura de cabeza, con la edad sugieren que los machos de Avutarda siguen creciendo en tamaño una vez superada la edad de madurez reproductiva, a los 4 años, hasta la edad de al menos, los 8-10 años. Este patrón diferencia a las Avutardas de la mayor parte de las aves, en las que típicamente se alcanza el tamaño corporal definitivo antes de la edad de primera reproducción (Ricklefs, 1968; Gochfeld, 1987; Stamps, 1993), y hace a esta especie más parecida al modelo común en mamíferos, en los que frecuentemente existe un crecimiento asintótico después de alcanzada la madurez reproductiva (los elefantes marinos maduran a un 30% de su peso final, los babuinos a un 55%, algunos roedores a un 13%, revisión en Stamps (1993).

El tarso fue la medida lineal que menor correlación mostró con la edad, y también la que menos se correlacionó con otras medidas lineales, debido a que alcanza longitudes definitivas antes de llegar a la edad adulta, y de forma hasta cierto punto independiente del crecimiento biométrico general del individuo. Relaciones similares se observaron en las hembras (más detalles en el capítulo 1).

Aunque el tamaño creció hasta edades avanzadas, el peso sólo aumentó claramente con la edad hasta los 5 años. Hasta esa edad el peso se correlacionó positivamente con varios indicadores de tamaño corporal, tales como longitud del ala, cabeza y dedo medio, pero a partir de dicha edad el peso osciló en función de otros factores distintos de la edad o el tamaño corporal, y relacionados muy probablemente con la condición física del individuo, que puede, lógicamente, sufrir oscilaciones entre distintas temporadas reproductivas.

El tamaño y, sobre todo, el peso, deben ser en la Avutarda de suma importancia como determinantes del éxito reproductivo. Por una parte, como en muchas otras especies (ver revisión en Andersson, 1994), un macho que haya alcanzado un mayor peso en primavera dispondrá de mayor cantidad de reservas, lo que le permitirá dedicar menos tiempo a comer y más a exhibirse, aumentando las probabilidades de atraer a hembras. Por otra parte, los machos de mayor peso tienen más probabilidades de ser vencedores en combates durante la fase de competencia intrasexual previa a la de apareamiento, ya que el factor peso debe ser decisivo en los enfrentamientos entre machos rivales, que en esta especie consisten fundamentalmente en empujarse mutuamente mientras tratan de alcanzar la cara del contrario con sus picos, según se ha descrito en el capítulo 1 (obs. propias).

Las relaciones entre estas variables en Avutardas en libertad eran desconocidas, y tampoco existen registros continuados de las mismas en muestras significativas de individuos cautivos a lo largo de varios años. En una muestra de ocho machos cautivos de 5-13 años de edad controlados a lo largo de 18 meses tampoco se encontró correlación entre peso y edad (Carranza y Hidalgo, 1993), aunque estos autores no estudiaron la mencionada relación a edades inferiores a los cinco años, ni tampoco su variación con el tamaño corporal.

Los caracteres sexuales secundarios como indicadores de capacidad competitiva y aptitud reproductiva

En los machos marcados desde la edad de pollos y seguidos a lo largo de varios años se observó un crecimiento casi continuo de las barbas desde la primavera del tercer año calendario, edad a la que aparecieron por primera vez, hasta aproximadamente los 7-8 años, edad a la que una mayoría de individuos alcanzaron ya un desarrollo máximo de estas plumas (ver Alonso et al., 2006). Los datos presentados aquí de machos capturados de adultos, cuya edad pudo ser estimada utilizando los criterios de Alonso et al. (2006), confirman que las barbas siguen aumentando con la edad, al menos en longitud, una vez superada la madurez sexual y hasta bien entrada la edad adulta. Esta afirmación fue ya adelantada, aunque sin aportar datos numéricos de apoyo, por Gewalt (1959) y Glutz et al. (1973).

Nuestro estudio muestra que longitud y número de barbas son principalmente indicadores del peso del macho adulto en la fase de mayor intensidad de competencia intrasexual al final del invierno (febrero). En esa fase la edad aún no mostró efecto significativo sobre el desarrollo de las barbas, cuando se controló el efecto del peso, aunque sí influyó en dicho desarrollo ya en fase de cópulas, en abril, en los machos de 6 ó más años. La manifestación de esta influencia de la edad en fase de cópulas se explica por el crecimiento que siguen experimentando las barbas en longitud y número a lo largo del final del invierno y primavera temprana, ya sugerido por las diferencias, casi significativas, en dichos parámetros entre las muestras de machos capturados en febrero y los capturados en abril ($t=1.752$, $p=0.083$, y $t=1.763$, $p=0.082$, respectivamente para longitud y número, ver capítulo 1 –los valores anteriores sí serían significativos para hipótesis de una cola-). Nuestros resultados del presente capítulo sugieren que dicho crecimiento de las barbas entre la fase de establecimiento de jerarquía y la de cópulas se produce, por una parte, en los machos más pesados, es decir, los mejor preparados físicamente ese año concreto, de entre los sexualmente maduros pero de edad no muy avanzada (menores de 6 años), y, por otra, en los más viejos, es decir, en aquellos con más experiencia (de 6 ó más años), independientemente de su peso. Aunque Gewalt (1959) ya señaló que las barbas inician su crecimiento en diciembre y continúan creciendo hasta finales de marzo, las relaciones entre grado de desarrollo, peso y edad en machos en libertad eran desconocidas.

El hecho de que el desarrollo máximo de las barbas se alcance en abril en los machos de edad más avanzada, mientras que ya en febrero se alcanza una correlación significativa entre dicho desarrollo y el peso, sugiere una doble función de este carácter sexual. Por una parte, la relación entre peso y barbas más largas y numerosas ya en febrero podría haber evolucionado como indicador del peso del macho para otros machos rivales en esta fase previa a las cópulas, en la que se desarrollan los combates y exhibiciones entre los machos del *lek* por consolidar un rango en la jerarquía del grupo. El carácter barbas tendría así un valor adaptativo como indicador fiable del peso y, por tanto, de la capacidad competitiva del individuo, evitando combates innecesarios y peligrosos. De hecho, en esa fase de establecimiento de jerarquías se producen menos interacciones agresivas entre machos con barbas más desarrolladas y otros machos del *lek* (ver capítulo 4). Probablemente los primeros muestren su mejor condición corporal mediante el desarrollo de sus barbas, sin necesidad de combatir por el rango. En este sentido, controlando el efecto del peso, la longitud de las barbas sólo se correlacionó, de entre todas las medidas lineales, con las longitudes de cabeza y pico, y la cantidad de

barbas, con la longitud de la cola. Aunque los coeficientes de correlación con estas variables biométricas fueron menores que con el peso, ello sugiere que el desarrollo de las barbas puede ser un indicador, no sólo del peso, sino del tamaño de algunas partes del cuerpo que podrían tener gran importancia en los combates entre machos, en particular la cabeza y el pico. Estas dos variables están muy fuertemente correlacionadas ($r=0.68$, $n=47$, $p<0.0001$, ver capítulo 1), y quizá la correlación entre longitud de cabeza y barbas venga impuesta por la existente entre longitud del pico y barbas, ya que nuestra medida de longitud de cabeza incluye al pico). En algunas especies de aves se ha sugerido que el pico, cuyo tamaño sufre una variación estacional que alcanza un máximo en primavera, sería un carácter sometido a selección sexual (Selander y Johnston, 1967; Hamilton y Johnston, 1978). En la Avutarda, aunque no disponemos de datos sobre variación estacional del pico, el hecho de que su desarrollo en los machos en febrero muestre correlación positiva con el de las barbas sugiere que la longitud de éstas podría actuar como indicadora de la potencia del pico. De hecho, el pico podría considerarse en la Avutarda como un arma similar a las cuernas, dientes o colmillos de muchos mamíferos, espolones de alguna aves, y diversas estructuras de muchas otras especies (Andersson, 1994), ya que tiene en esta especie una importancia fundamental durante los combates entre machos rivales, durante los cuales ambos contendientes se enganchan mutuamente precisamente mediante sus picos, para evitar ser dañados por el contrario, pudiendo permanecer así hasta más de una hora en algunos casos (obs. pers.). Una relación similar se ha encontrado entre anchura de pico y tamaño del lóbulo submandibular utilizado por los machos de *Biziura lobata* durante su exhibición (McCracken et al., 2000).

Durante la fase de cópulas, las barbas también servirían como indicador, para las hembras, del peso y, por tanto, del estado corporal del macho, y también de su edad, aunque sólo entre los machos de edad más avanzada. Es decir, en esta fase de exhibición frente a las hembras las barbas de los machos sexualmente maduros, pero de edades menos avanzadas, serían buenos indicadores fundamentalmente del peso, mientras que en el caso de machos de edades muy avanzadas, lo serían fundamentalmente de la edad. En definitiva, una edad avanzada puede ser también, para las hembras, un indicador de calidad, ya que revela una experiencia y una capacidad de supervivencia tanto mayores cuanto más viejo sea el individuo.

La alta correlación existente entre los dos parámetros estimadores del crecimiento de las barbas, longitud y cantidad, sugiere que su desarrollo debe estar determinado por factores que afectan simultáneamente a ambas variables. Parece difícil que longitud y cantidad de barbas sean expresión de características diferentes, tal y como propusieron Carranza & Hidalgo (1993). Estos autores sugirieron que la cantidad de barbas podía representar un índice de la condición corporal de los machos, mientras que la longitud lo sería de la edad, basándose en que encontraron correlación positiva entre número de barbas y peso, aunque no entre longitud de barbas y peso, y entre longitud de barbas y edad. Sin embargo, su muestra fue de sólo 7-8 individuos cautivos, siendo probable que las correlaciones se viesan afectadas por el escaso tamaño de muestra en dicho estudio.

En cuanto al diseño del cuello, el aumento en el grado de expresión de dicho carácter sexual con la edad mostró una tendencia casi lineal hasta la edad de unos 9-10 años. El valor de categoría de cuello mostró una correlación muy significativa con la edad cuando se controló el efecto del peso, y, en menor medida, también con el peso,

cuando se controló el efecto de la edad. Ello sugiere que el diseño del cuello debe ser principalmente un indicador de la edad, aunque no podemos descartar que también lo sea del peso.

Gewalt (1959) describe detalladamente plumajes y coloraciones, realizando una minuciosa descripción de las diferentes tonalidades apreciables en las distintas clases de edad, y deteniendo su atención en un matiz carmesí presente en plumas y partes de plumas y característico de la familia, que tiene la particularidad de degradarse hasta perderse si la parte teñida se expone a la luz. Es posible que esto tenga que ver con la transición hasta blanco de la garganta y parte delantera del cuello superior a medida que avanza la primavera (marzo-mayo) en los machos de más edad y mejor preparados físicamente. Precisamente serían los machos que emplean más tiempo en exhibirse los que mayor categoría de cuello alcanzan -color blanco más intenso en el cuello superior, y castaño más intenso en el cuello inferior (ver Alonso et al., 2006)- durante la fase culminante de la reproducción, en abril, justo durante el periodo álgido de apareamiento.

Es probable que el color blanco del cuello tenga que ver con mecanismos de selección de pareja por parte de las hembras, ya que dicho color alcanza su máxima intensidad durante la fase de apareamiento, estando apenas insinuado durante la fase de combates entre machos previa a ésta. Las barbas, al contrario, aunque siguen creciendo también hasta abril, alcanzan ya durante la fase de combates un desarrollo notable. El temprano desarrollo de estas plumas, varios meses antes de la fase de apareamiento, sugiere que la competencia intrasexual ha debido jugar un papel importante en su evolución. Estas plumas, junto con las de la base del cuello, o gola, que también se desarrollan en la misma estación, hasta alcanzar prácticamente doble longitud que durante el resto del año, representan un interesante ejemplo de convergencia evolutiva con las barbas y bigotes de diversas especies de Primates (Guthrie, 1970), que también son utilizados para agrandar el tamaño aparente de la cara en exhibiciones y combates rituales entre machos. Es muy posible que las barbas de las Avutardas tengan una función similar a estos bigotes y barbas de los Primates, indicando el tamaño del pico y, por tanto, la potencia de agarre de su portador a machos rivales. Además, las barbas podrían servir para otras funciones, en este caso relacionadas con mecanismos de selección de pareja, como la posibilidad para las hembras de evaluar la simetría de los machos (ver por ej., Moller, 1990; ver por ej., Moller, 1992), o su grado de éxito en los combates con otros machos, que las hembras podrían estimar mediante inspección de la integridad de las barbas, ya que éstas deben resultar bastante afectadas durante las peleas. Carranza & Hidalgo (1993) observaron en machos cautivos que los vencidos en combates perdían en ocasiones una cantidad significativa de barbas, arrancadas por los picotazos de machos rivales. Un proceso similar de inspección de integridad del plumaje de los machos por parte de las hembras ha sido descrito en otras especies (Titman y Lowther, 1975; Alatalo et al., 1991).

Por último, nuestros resultados mostraron una asociación entre las variaciones interanuales en el grado de expresión de ambos caracteres sexuales, barbas y cuello, y las variaciones interanuales en la intensidad de la exhibición sexual y el éxito de cópula de los machos. Ello apoya el que ambos caracteres sean indicadores fiables de la condición corporal o fenotípica de un determinado macho en una primavera concreta, que determinará su capacidad para atraer a las hembras esa primavera, al igual que ocurre, p. ej., con las cuernas de ciervos, colmillos de elefantes o colas de muchas aves

(rev. en Andersson, 1994). Barbas más desarrolladas y colores del cuello más marcados reflejarían un mejor estado nutricional, igual que en otras especies de aves (Ralph, 1969; Andersson, 1994), sirviendo de indicadores para las hembras durante la selección de pareja (Hill, 1990; Hill, 1993). Aunque parece que la asociación fue más clara en el caso del cuello que en las barbas, los bajos tamaños de muestra no permiten establecer conclusiones definitivas al respecto. Además, las variaciones interanuales entre uno y otro carácter sexual estuvieron asociadas, de manera que el grado de expresión de las dos tendió a variar en el mismo sentido entre un año y el siguiente.

En resumen, nuestros resultados sugieren que el desarrollo de las barbas es, por una parte, mejor indicador del peso y tamaño del pico y, por tanto, de la capacidad competitiva del individuo en una temporada reproductiva concreta, que de su tamaño corporal o edad, tanto para los machos rivales durante la fase de combates previa a la de apareamiento, como para las hembras durante esta última fase, y por otra, y sólo en el caso de los machos más viejos y durante esta última fase del ciclo reproductivo, de su edad, es decir, de su capacidad de supervivencia o experiencia, para las hembras. Estas últimas características vendrían mejor indicadas por el desarrollo del plumaje del cuello o gola. El grado de expresión de ambos caracteres sexuales está asociado a la tasa de exhibición sexual y al éxito de apareamiento de los machos durante la fase de cópulas, corroborando su función indicadora de calidad frente a las hembras. Por lo que respecta a la fase de combates anterior a la de apareamiento, la menor tasa de agresiones observada en los machos con mayor grado de expresión de ambos caracteres sexuales, barbas y cuello, sugiere que dichos caracteres también tienen una importante función indicadora de capacidad competitiva frente a otros machos (ver capítulo 4). Las variaciones interanuales en el grado de desarrollo de estos caracteres sexuales alcanzado ya durante dicha fase de combates entre machos, sin presencia aún de hembras en sus lugares de exhibición, pueden contribuir a determinar variaciones en la jerarquía del grupo de machos varios meses antes del apareamiento, mediante la simple exhibición ritualizada de dichos caracteres, y evitando los riesgos del combate cuerpo a cuerpo.

Variabilidad en el peso y en el grado de desarrollo de los caracteres sexuales

En el capítulo 1 se ha mostrado que en la Avutarda la variabilidad fenotípica, expresada como coeficiente de variación, es notablemente mayor en el peso (C.V.= 10.7) y en longitud y número de barbas (respectivamente, 12.1 y 33.3) que en otras medidas corporales (en éstas, los C.V. oscilaron entre 2.7 y 5.6). En el presente capítulo hemos visto que el peso es, probablemente, la variable que más determina el desarrollo de las barbas en primavera en los machos de Avutarda. Ello, unido al marcado dimorfismo sexual en peso en esta especie, el más extremo en Aves, sugiere que esta variable debe estar sometida a una fuerte selección sexual en esta especie, y que las barbas deben ser buenos indicadores de la condición física y calidad del macho. También en otras especies se han descrito mayores coeficientes de variación en rasgos seleccionados sexualmente que en los caracteres no sexuales, sobre los cuales la selección actúa como estabilizadora de los rasgos morfológicos ordinarios (Alatalo et al., 1988; Moller y Høglund, 1991; Moller y Pomiankowski, 1993; Pomiankowski y Moller, 1995; Cuervo y Moller, 1999).

Por otra parte, el desarrollo de los caracteres sexuales secundarios está relacionado con la condición física del individuo y, por lo tanto, sujeto a un mayor

grado de variabilidad genética (Price et al., 1993). Sólo los individuos en excelente estado desarrollan al máximo los caracteres (Andersson, 1994), aumentando así su variabilidad interindividual, lo cual explicaría la variación genética de la población para dicho rasgo. Por lo tanto, si los rasgos sexuales son dependientes de la condición física y esto muestra una gran variación genética, la alta variabilidad genética de estos rasgos podría ser explicada por una gran proporción de variación genética en la condición, siendo expresada por el rasgo (Kotiaho et al., 2001).

En relación con el marcado dimorfismo sexual en la Avutarda, es llamativo el desarrollo ponderal tan rápido que se observa en los machos, tanto a lo largo de su etapa de crecimiento juvenil (Martín et al., 2000) como durante los meses previos a la fase de apareamiento. Nosotros hemos encontrado un 20% de incremento ponderal en machos entre febrero y abril (ver capítulo 1), y en cautividad se han descrito incrementos de hasta un 30-47% en los seis meses anteriores a la fase de apareamiento, tanto en esta, como en otras especies de avutardas (Fitzherbert, 1982; Carranza y Hidalgo, 1993; Jacquet, 1998), (T. Osborne, com. pers., S. Hallager, com. pers.).

Bibliografía

- Alatalo, R. V., Höglund, J. y Lundberg, A. 1988. Patterns of variation in tail ornament size in birds. *Biological Journal of the Linnean Society*, 34: 363-374.
- Alatalo, R. V., Höglund, J. y Lundberg, A. 1991. Lekking in the male black grouse - a test of male viability. *Nature* 352: 155-156.
- Alonso, J. C., Magaña, M., Martín, C. A., Palacín, C. y Alonso, J. A. 2006. Field determination of age in male Great Bustards (*Otis tarda*) in spring. *European Journal of Wildlife Research*, 52: 43-47.
- Andersson, M. 1982. Sexual selection, natural selection and quality advertisement. *Biological Journal of the Linnean Society*, 17: 375-393.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press.
- Balmford, A. 1991. Mate choice on leks. *Trends In Ecology & Evolution*, 6: 87-92.
- Bradbury, J. W. y Gibson, R. M. 1983. Leks and mate choice. In: *Mate choice* (Bateson, P., Editor), pp. 109-138. Cambridge: Cambridge University Press
- Butcher, G. S. y Rohwer, S. 1989. The evolution of conspicuous and distinctive coloration for communication in birds. *Current Ornithology*, 6: 51-108.
- Carranza, J. y Hidalgo, S. J. 1993. Condition-dependence and sex traits in the male great bustard. *Ethology*, 94: 187-200.
- Cramp, S. y Simmons, K. E. L. 1980. *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and north Africa*. Oxford: Oxford University Press.
- Cuervo, J. J. y Moller, A. P. 1999. Phenotypic variation and fluctuating asymmetry in sexually dimorphic feather ornaments in relation to sex and mating system. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 505-529.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London.
- Davison, G. W. H. 1981. Sexual selection and the mating system of *Argusianus argus* (Aves: Phasianidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 15: 91-104.
- Fitzherbert, K. 1982. Seasonal weight changes and display in captive Australian bustards (*Ardeotis australis*). In: *Bustards in decline* (Goriup, P. D. y Vardhan, H., Editores), pp. 210-225. Jaipur: Tourism & Wildlife Society of India.
- Gewalt, W. 1959. *Die Grosstrappe*. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.

- Glutz , U. N., Bauer, K. M. y Bezzel, E. 1973. Handbuch der Vögel Mitteleuropas. Frankfurt A.M.: Akademische Verlagsgesellschaft.
- Gochfeld, M. 1987. On paradigm versus methods in the study of growth. . *Auk*, 104: 554-555.
- Guthrie, R. D. 1970. Evolution of human threat display organs. Appleton Century. New York. 257-302.
- Hamilton, S. y Johnston, R. F. 1978. Evolution in the house sparrow - 6. Variability and niche width. *Auk*, 95: 313-323.
- Hamilton, W. D. y Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?. *Science*, 218: 384-387.
- Hidalgo, S. J. y Carranza , J. 1990. *Ecología y comportamiento de la Avutarda (Otis tarda L.)*. Cáceres: Universidad de Extremadura.
- Hill, G. 1990. Female house finches prefer colourful males: Sexual selection for a condition-dependent trait. *Animal Behaviour*, 40: 563-572.
- Hill, G. 1993. Geographic variation in male ornamentation and female mate preference in the house finch: A comparative test of models of sexual selection. *Behavioral Ecology*, in press.
- Hill, G. E. 1992. Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches. *Auk*, 109: 1-12.
- Jacquet, J. M. 1998. Seasonal changes in food intake and body mass in captive houbara bustards (*Chlamydotis undulata*) and effect of ambient temperature. *Journal of Arid Environments*, 38: 359-370.
- Johnsgard, P. A. 1994. *Arena birds: sexual selection and behavior*. Washington and London: Smithsonian Institution Press.
- Kotiaho, J. S., Simmons, L. W. y Tomkins, J. L. 2001. Towards a resolution of the lek paradox. *Nature*, 410: 684-686.
- Ligon, J. D., Thornhill, R., Zuk, M. y Johnson, K. 1990. Male-male competition, ornamentation and the role of testosterone in sexual selection in red jungle fowl. *Animal Behaviour*, 40: 357-373.
- Manning, J. T. 1985. Choosy females and correlates of male age. *Journal of Theoretical Biology*, 116: 349-354.
- Manning, J. T. 1989. Age-advertisement and the evolution of the peacock's train. *Journal of Evolutionary Biology*, 2: 379-384.
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Morales, M. B. y Pitra, C. 2000. An approach to sexing young Great Bustards *Otis tarda* using discriminant analysis and molecular techniques. *Bird Study*, 47: 147-153.
- McCracken, K. G., Paton, D. C. y Afton, A. D. 2000. Sexual size dimorphism of the Musk Duck. *Wilson Bulletin*, 112: 457-466.
- Moller, A. P. 1990. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality. *Animal Behaviour*, 40: 1185-1187.
- Moller, A. P. 1992. Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments. *Nature*, 357: 238-240.
- Moller, A. P. y Hoglund, J. 1991. Patterns of fluctuating asymmetry in avian feather ornaments: Implications for models of sexual selection. *Proceedings of the Royal Society of London B* 245: 1-5.
- Moller, A. P. y Pomiankowski, A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 32: 167-176.
- Morales, M. B., Alonso, J. C., Martín, C., Martín, E. y Alonso, J. A. 2003. Male sexual display and attractiveness in the great bustard *Otis tarda*: the role of body condition. *Journal of Ethology*, 21: 51-56.

- Payne, R. B. 1984. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds. *Ornithological Monographs*, 33: 1-52.
- Pomiankowski, A. y Moller, A. P. 1995. A resolution of the lek paradox *Proceeding of the royal Society of London B*, 260 21-29.
- Price, T., Schluter, D. y Heckman, N. E. 1993. Sexual selection when the female directly benefits. *Biological Journal of the Linnean Society*, 48: 187-211.
- Ralph, C. L. 1969. The control of color in birds. *American Zoologist*, 9: 521-530.
- Ricklefs, R. E. 1968. Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419-451.
- Selander, R. K. y Johnston, R. F. 1967. Evolution in the house sparrow. Intra-population variation in North America. . *Condor*, 99: 217-248.
- Smith, L. H. 1982. Moulting sequences in the development of the tail plumage of the Superb Lyrebird, *Menura novaehollandiae*. *Australian Wildlife Research*, 9: 311-330.
- Stamps, J. A. 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. . *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 123-145.
- Titman, R. D. y Lowther, J. K. 1975. The breeding behaviour of a crowded population of Mallards. *Canadian Journal of Zoology*, 53: 1270-1283.
- Wiley, R. H. 1991. Lekking in birds and mammals: behavioral and evolutionary issues. *Advances in the Study of Behavior* 20: 201-291.
- Wingfield, J. C. 1980. Fine temporal adjustment of reproductive functions. In: *Avian Endocrinology* (Mikami, S. E., Ishii, S. y Wada, M., Editores), pp. 367-389. New York.
- Wingfield, J. C., Ball, G. F., Dufty, R. E., Hegner, R. E. y Ramenofsky, M. 1987. Testosterone and aggressive behaviour in birds. *American Scientist*, 75: 602-608.

4. Establecimiento de jerarquía entre los machos del lek durante el periodo prerreproductivo: influencia del rango sobre el éxito de cópula

Introducción

En numerosas especies animales se ha demostrado la existencia de jerarquías sociales lineales, mediante las cuales los componentes del grupo social regulan sus interacciones y el acceso a determinados recursos (Chase, 1974; Paz y Miño et al., 2004). El uso del término *jerarquía de dominancia* solamente es apropiado para describir las relaciones en grupos de individuos cautivos (gallinas, Collias et al., 1966) o en libertad, siempre que se trate de grupos estables y relativamente cohesionados, en los que cada individuo se encuentra con los mismos oponentes en repetidas ocasiones a lo largo de un periodo de tiempo suficientemente prolongado, tales como grupos de Primates (Sade, 1967), aves de la familia Pipridae (Foster, 1981) o especies con cría cooperativa (Rabenold, 1990 revisión en Piper, 1997).

La estabilidad y cohesión del grupo son características de muchas de las especies que se reproducen en leks, especialmente aquella que realizan exhibiciones sexuales en grupo, por lo que en dichas especies es frecuente el establecimiento de jerarquías, en muchas ocasiones previo a la época de copulas (Johnsgard, 1994 ; Höglund y Alatalo, 1995). Las interacciones de los machos en el lek durante este período desempeñan un importante papel tanto en la estructura del lek como en la regulación de su tamaño (Westcott y Smith, 1997). Los individuos establecen su posición dentro de la jerarquía a través de interacciones con otros individuos, por lo que, al aumentar el tamaño del bando, el número de interacciones se incrementaría de forma casi continua, por lo que dada la posibilidad de riesgo de lesiones que ello implica, los miembros del grupo intentan minimizar este riesgo mediante la adquisición de la mayor cantidad de información posible acerca de las habilidades competitivas de su oponente, basadas en evidencias indirectas que no impliquen contacto físico. La alta fidelidad interanual de los machos al lek, facilita la acumulación de información social, ya que los machos interaccionan con los mismos individuos durante un periodo prolongado de tiempo y así tienen la oportunidad de adquirir información acerca de las habilidades competitivas de los otros machos. De esta forma se establecen jerarquías de dominancia estables entre los machos del mismo grupo y sólo los individuos inmaduros que se incorporan cada año al lek tendrían que luchar por adquirir un estatus, el establecimiento de estas jerarquías de dominancia mantienen la estabilidad del grupo (Foster, 1981; Avery, 1984; Beehler y Foster, 1988) y resulta beneficioso, tanto para los machos como para las hembras, ya que sino existiesen se incrementaría la frecuencia de agresiones con el grado de agrupamiento de los machos en el lek (Foster, 1983) pudiendo llegar a causar la desintegración del lek (Trail, 1985).

Las relaciones de dominancia han sido comúnmente relacionadas en mamíferos con factores como el sexo (Hausfater, 1975), la edad (Goodall, 1986), el tamaño del cuerpo (Bekoff y Byers, 1985; le Boeuf y Reiter, 1988) o el nivel de agresividad (Blanchard et al., 1988). Tanto en mamíferos como en aves, diversos estudios han encontrado correlación positiva entre ciertos caracteres de un macho y su estatus de dominancia. Por ejemplo, un mayor tamaño corporal (Searcy, 1979; Clutton-Brock et al., 1982; Janson, 1985; Black y Owen, 1987; Hepp, 1989; Fincke, 1996; Hoysak y Ankney, 1996), que se ha interpretado como una ventaja que incrementa la capacidad para dominar, o bien como resultado de la dominancia, al tener los machos más dominantes acceso a más comida que los subordinados, alcanzando un mayor tamaño. Otro factor que se ha correlacionado con la dominancia es la edad. La mayor experiencia de los individuos más viejos podría determinar su mayor éxito en interacciones de dominancia (Sandell y Smith, 1991; Collis y Borgia, 1992).

Determinadas características del plumaje pueden actuar como señales indicadoras del estatus o habilidad competitiva del individuo, ahorrando de esta forma los costes producidos por interacciones violentas con otros miembros del grupo (Duckworth et al., 2004; revisión en Hill y McGraw, 2006). Otros autores señalan que la relación entre plumaje y dominancia es debida a la correlación existente entre ambas variables con la edad (Whitfield, 1987). La influencia de los niveles en sangre de ciertas hormonas, principalmente la testosterona, ha sido estudiada por muchos autores. Estos niveles se incrementan durante el periodo precopulatorio, cuando se establecen las relaciones de dominancia (Hegner y Wingfield, 1987; Ramenovsky et al., 1988), para disminuir posteriormente en la fase de apareamientos (Archawaranon et al., 1991; Belthoff et al., 1994).

Estas relaciones de dominancia no han sido investigadas en la Avutarda en libertad, debido a la falta de individuos marcados. En esta especie es esperable que exista una jerarquía lineal, dada su longevidad y la estabilidad en la composición del lek —mismos individuos a lo largo de muchos años—. En general, los autores que han trabajado con la Avutarda han intuido de alguna forma que la exhibición sexual y las interferencias agresivas podrían contribuir al mantenimiento de dicho orden jerárquico en el grupo de machos (Gewalt, 1959; Graczyk y Bereszynski, 1980; Sterbetz, 1981; Hellmich, 1991). Esta conclusión se basa en que, aunque la exhibición sexual de los machos, conocida como *rueda*, se ha descrito como un cortejo dirigido a hembras, los machos realizan dicho comportamiento también en ausencia de hembras, cuando se encuentran agregados en el bando de machos durante la fase pre-reproductiva. La *rueda* tendría, por tanto, un doble significado: por una parte, de cortejo sexual, y, por otra, de manifestación agresiva o de competencia por el rango en la jerarquía del grupo de machos. Más recientemente, Hidalgo y Carranza (1990; 1991) definieron el concepto de *ruedas agresivas* entre machos del grupo —ruedas generalmente incompletas (fases R1 y R2, ver capítulo 5 (*Éxito reproductivo en los machos: influencia de edad, tamaño y condición física, y correlaciones con caracteres sexuales secundarios*), que realiza un macho hacia otro del grupo—, aunque debido a la falta de individuos marcados no pudieron comprobar la existencia de jerarquía en el lek.

Durante la exhibición el macho de Avutarda aportaría información sobre sus cualidades anatómicas (la contorsión informaría de un individuo sin taras ni deformaciones); físicas (la realización del display comporta un gran desgaste energético); y de salud (muestra la parte de las alas que generalmente queda oculta lo

que supone un indicativo fiable del estado físico, carga de parásitos, etc.); el tamaño de la cabeza y del pico son también muestras de la capacidad competitiva del macho (capítulo 1). Esta información permitiría a los machos la posibilidad de resolver un conflicto, sin necesidad de tener contacto físico con su oponente. Este tipo de *display* agresivo se ha observado también en otras muchas especies de vertebrados (p.ej., Parker, 1974; Mateos y Carranza, 1999; Terleph, 2004).

Aunque hay un consenso generalizado en la interpretación del comportamiento de exhibición de la Avutarda, se desconoce si los machos más dominantes (machos *alfa*) son los más agresivos y si su dominancia está asociada a un mayor éxito reproductivo, como ocurre en otras especies (Watts y Stokes, 1971; Foster, 1981; Lamprecht, 1986; Stacey y Koenig, 1990; Collias et al., 1994; McDonald y Potts, 1994). En el presente estudio se midió la tasa de interacciones agresivas de una muestra de machos marcados en dos leks, relacionándola con el *rango* del individuo, determinado en función del grado de expresión de sus caracteres sexuales secundarios, que, como sabemos, está asociado a edad y condición física (capítulos 1 y 3), así como con su éxito reproductivo. También se estudió la variación con la edad de las tasas de agresiones ganadas y perdida por cada macho. Por último, se describe la variación estacional de la tasa de agresiones y, por otro lado, la de las diferentes fases de la exhibición sexual o *rueda*, tanto en un contexto de competencia intrasexual (bandos de machos en la fase previa a la de apareamiento), como de exhibición frente a la hembras (machos exhibiéndose en solitario durante la fase de cópulas).

Métodos

Establecimiento de jerarquías de dominancia entre los machos del lek

El estudio fue realizado en dos leks, el de Ribatejada-Valdetorres (12-14 machos mayores de un año, de los que 5 fueron capturados y marcados) y el de Camarma (21-24 machos, 5 de ellos marcados) (Tabla 2.5). Los datos fueron recogidos en los meses previos a la época principal de cópulas, entre diciembre y primera mitad de marzo de los años 1999-2002, a lo largo de 25 horas de observación en 18 días en Camarma, y 18 horas en 30 días en Ribatejada-Valdetorres.

Las observaciones fueron realizadas durante el periodo principal de exhibición de la mañana, utilizando telescopios Nikon 15-45x, Optolyth 20-60x y Questar 60-90x, desde un vehículo situado en un punto elevado que permitía la observación continuada del grupo de machos. Durante un periodo de dos minutos se anotaron todas las pautas de comportamiento de cada individuo marcado focal, y posteriormente se observaba todo el bando durante 15 minutos, registrándose sólo las interacciones agresivas tanto en individuos marcados, como en no marcados, y los detalles del tipo de interacción. Los datos recogidos fueron:

Número de interacciones agresivas.

Características de la interacción: según una escala de 5 unidades de intensidad creciente: 1. *Intimidación:* un macho se acerca a otro con cola erguida y cuello oblicuo, pero no hay contacto físico; 2. *Carrera:* no hay un contacto físico notable, uno o varios machos corretean alrededor de otro u otros; 3. *Vuelo* corto como consecuencia de

agresiones o intimidaciones de otro individuo; 4. *Agresión* con picotazos: los ataques físicos o agresiones son normalmente precedidos de unos instantes en postura similar a la de las fases iniciales de la rueda, o bien, de una intimidación; hay un contacto físico entre los machos involucrados; se registraron las agresiones, tanto las dadas por el individuo como las recibidas, en un periodo de 10 horas; 5. *Duelo*: dos machos se “enganchan” con sus picos, o bien se enfrentan a muy corta distancia, pero sin contacto, en posición de intimidación, pudiendo permanecer así entre menos de un minuto y más de una hora.

Dador o dadores de la interacción

Receptor o receptores de la interacción

Edad de los participantes: inmaduro, adulto en bando o adulto solitario

Número de individuos del bando

Las forma más común de interacción es aquella en la que se involucra todo el bando estas son las *intimidaciones* y las *carreras*, mientras que los *vuelos* pequeños de desplazamiento y las *agresiones* son más puntuales y dependientes de la edad y del estatus del individuo involucrado.

Se han calculado las tasas de agresiones dadas y recibidas y la de agresión total (dadas + recibidas) así como la de interacción total (agresión total + carreras + intimidaciones + vuelos de desplazamiento + duelo), por quincenas y para el total de los años de estudio.

Para el estudio de la variación estacional de la tasa de interacciones se utilizó las observaciones recogidas tanto en el periodo pre-reproductor (diciembre-marzo) como en el reproductor (finales de marzo-principios de mayo).

Los datos recogidos fueron utilizados para calcular la tasa de agresividad intrasexual, tanto en individuos marcados con placas y radioemisores, como en un grupo de individuos no marcados, seleccionados al azar, denominados “adulto medio”.

Relación entre rango y frecuencia de interacciones agresivas en los machos

Después de asignar categorías a las variables fenotípicas (barbas y cuello) de los machos marcados (ver capítulo 3 “*Expresión de los caracteres sexuales secundarios en machos adultos: relaciones con edad, tamaño corporal y comportamiento reproductivo*”), clasificamos a cada uno de ellos, asignándoles un valor numérico de rango con respecto al resto de individuos marcados de su lek, comenzando por el de mayor rango (valor 1= aquel que tuviese los caracteres sexuales secundarios más desarrollados y conspicuos), en el caso de que dos machos tuvieran la misma valoración de cuello y barbas, considerábamos prioritaria los detalles del diseño del cuello sobre la longitud de las barbas para poder clasificarlos correctamente. En resumen, el ‘rango’ de un individuo en su lek refleja, por lo tanto, la categorización de su fenotipo con respecto a la del resto de machos marcados de ese mismo lek. Esta categorización fue realizada de forma anual, pudiendo variar la valoración del rango de cada individuo entre años.

Variación de las tasas de agresiones dadas y recibidas con la edad

Para relacionar el número de encuentros agonísticos, ganados o perdidos, de cada individuo con la edad, asignamos un valor de +1, -1 y 0 a la suma de encuentros entre

dos individuos para cada año. Si el número de encuentros en los que el macho marcado sale victorioso supera a aquellos en los que es vencido, entonces le ponemos un valor de +1, si la relación es inversa, mayor número de encuentros perdidos que de encuentros ganados, entonces el valor asignado a ese individuo para esa edad será de -1 y de 0 cuando las ganadas son iguales a las perdidas o bien hay una ausencia de interacción. En algunos de estos encuentros, 31 de 70 (44%), no se pudo determinar cual de los machos involucrados en la agresión fue el dominante, en estos casos se consideró la relación desconocida.

La exhibición sexual o rueda: frecuencia de las diferentes fases de la misma.

Se distinguieron un total de cuatro fases en el proceso de exhibición de los machos o *rueda*, una más de las descritas por Gewalt (1959):

Rueda cero (R0): macho con cuello, barbas y alas en reposo, pero cola plegada en abanico sobre el dorso haciendo conspicuo el plumaje ventral blanco de la cola; *rueda uno (R1)*: macho con saco gular, y por tanto cuello, ligeramente inflado y barbas semierizadas. Carpos caídos mostrando las plumas ventrales de las alas, cola doblada sobre el dorso vientre posterior ligeramente levantado; *rueda dos (R2)*: macho con cuello notablemente inflado y ligeramente inclinado hacia atrás, barbas completamente erizadas y carpos semivolteados; las líneas de piel oscura desprovistas de plumas comienzan a ser llamativas; *rueda tres (R3)*: cuello completamente inflado e inclinado sobre el dorso, haciendo las líneas de piel desnuda conspicuas, barbas totalmente erizadas; carpos completamente volteados, cola totalmente plegada sobre el dorso y vientre levantado, mostrando la región cloacal; esta fase suele ir acompañada de movimientos rítmicos de los carpos cuando alcanza una larga duración, especialmente si hay hembras presentes, y, en los instantes previos a la cópula, de vueltas alrededor de la hembra por parte del macho.

Para averiguar el tipo de correlación existente entre los tres factores, tipo de rueda, mes e individuo, realizamos un ANOVA designando como variable dependiente el porcentaje de tiempo en rueda, como factores fijos tipo de rueda y mes y como factor aleatorio el individuo obteniendo los siguientes resultados:

En abril se hizo otro ANOVA designando como variable dependiente el porcentaje de tiempo en rueda, con factores fijos tipo de rueda, contexto social (solitario o en bando) y como factor aleatorio el individuo obteniendo los siguientes resultados:

Resultados

Variación estacional de tasa de agresiones y tipos de *rueda*

La frecuencia de interacciones entre los machos del lek aumentó a lo largo del otoño-invierno hasta alcanzar un máximo durante la primera quincena de marzo, dos semanas antes del comienzo de la época de cópulas, para disminuir posteriormente a lo largo de abril-mayo, hasta alcanzar un mínimo al final de la temporada reproductiva (Fig 4.1).

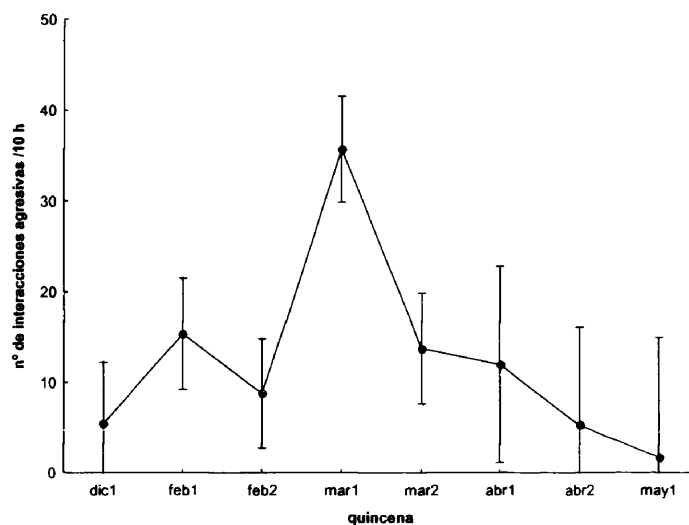


Figura 4.1. Variación estacional, por quincenas, de la tasa de interacciones agresivas de los machos marcados para el conjunto de los dos leks estudiados, Ribatejada-Valdetorres y Camarma. La variación fue significativa, con máximo de agresiones en marzo ($F_{7,155}=9.78$ $p<0.001$). Se representan tasas quincenales medias \pm intervalos de confianza del 95%.

El porcentaje de tiempo que un individuo empleó en exhibición también varió a lo largo de la estación, siendo mayor en marzo y primera quincena de abril ($p=0.030$), y estuvo compuesto por fracciones distintas de las diferentes fases identificadas de rueda, siendo las fases R1 y R2 las de mayor duración en febrero-marzo y R3 en abril ($p=0.021$) (Fig. 4.2). También fue significativa la interacción entre individuo y mes ($p=0.030$), es decir, la duración de la rueda en un mes experimentó una variación individual significativa.

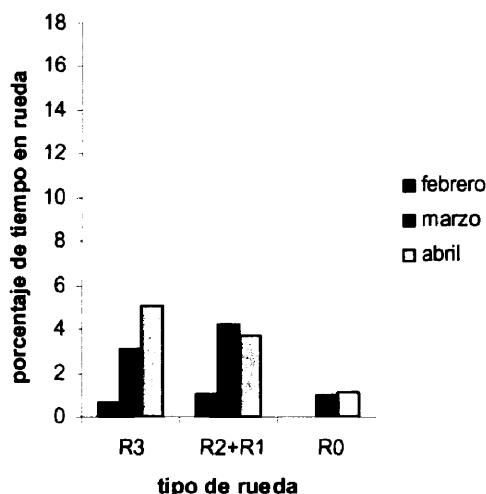


Fig 4.2. Variación de la frecuencia de las distintas fases del comportamiento de exhibición sexual de los machos o *rueda*, entre febrero y abril. Definición de las fases R1, R2, R3 y R0, en Métodos. En abril se han excluido los datos de machos exhibiéndose en solitario, para hacer comparable el significado de la pauta en este mes con la de febrero y marzo, meses en los que todos los machos permanecieron agregados y se exhibieron en bando. ANOVA con una muestra de 10 individuos marcados de los leks Camarma y Ribatejada-Valdetorres.

Relación entre frecuencia de interacciones agresivas, fenotipo y éxito reproductivo

En los dos leks estudiados se observó una correlación entre el valor de *rango fenotípico* asignado a cada macho en función del grado de desarrollo de sus caracteres sexuales secundarios (*categoría de barbas y cuello*) y la frecuencia con la que se vio implicado en interacciones agresivas con otros machos de su lek (Fig. 4.4). Los machos con mayor rango fenotípico (macho A en la Figura 4.4) participaron en un menor número de agresiones.

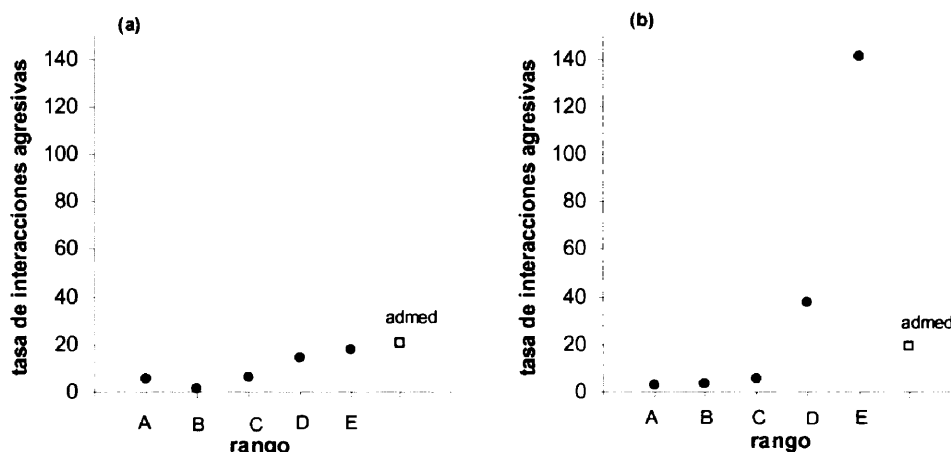


Figura 4.4. Relación entre la tasa de interacción agresiva y el *rango fenotípico* en sendas muestras de 5 machos marcados en (a) Camarma ($r_s = 0,9$, $p = 0.037$) y (b) Ribatejada-Valdetorres ($r_s = 1,0$, $p < 0.001$). El valor de *rango fenotípico* aplicado a cada macho fue el valor modal de la serie de valores de rango de los 4 años de estudio, en relación con el resto de machos marcados del mismo lek (1999-2002), correspondiendo el valor A al de mayor rango. Se muestra además la tasa de interacción media del bando.

Los machos que mostraron mayores tasas de interacción agresiva durante el periodo de estudio (prerreproductivo, dic-marzo) fueron aquellos que posteriormente, durante la fase de apareamiento (abril), tendrían menor éxito reproductivo (Fig. 4.5).

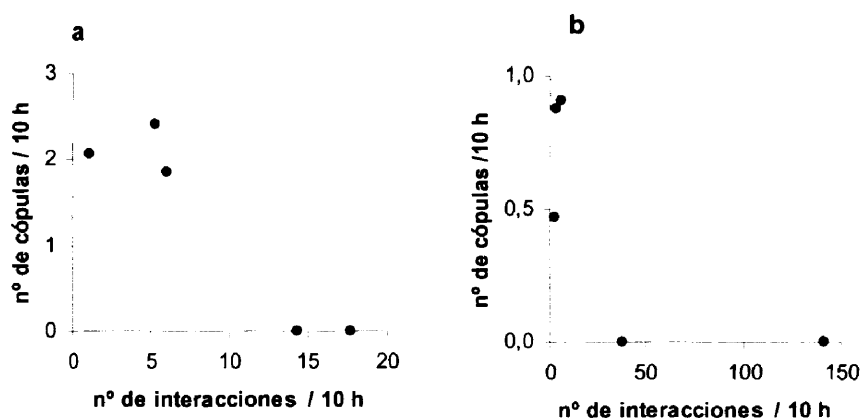


Figura 4.5. Relación entre tasa de interacción agresiva en diciembre-marzo y tasa de cópula en abril en los 5 machos marcados en los leks de (a) Camarma ($r_s = 0,87$, $p=0,05$) y (b) Ribatejada-Valdetorres ($r_s = 0,56$, $p=0,32$). La tasa nº de cópulas/10 h incluye intentos de cópula no consumados (detalles en capítulo 5).

Variación de las tasas de agresiones dadas y recibidas con la edad

En los 4 machos para los que se observó una variación con la edad entre la frecuencia de agresiones dadas y las recibidas, dicha variación fue de una mayor frecuencia de agresiones recibidas a una mayor frecuencia de agresiones dadas (Tabla 4.1). En los 2 inmaduros o adultos de corta edad (3-4 años), la tasa de agresiones recibidas fue mayor que la de agresiones dadas. En adultos de edad desconocida se observó en los primeros años una mayor frecuencia de agresiones; a edades más avanzadas, la tasa de agresiones dadas y recibidas fue nula.

El macho Kn/A98 mostró una tasa excepcionalmente elevada de agresiones recibidas en su segundo año de seguimiento (Tabla 4.1). Este macho no realizó migración postreproductiva ese año, al contrario de lo que había hecho los dos años anteriores, muriendo ese verano. En sus heces, poco antes de su muerte, se halló una gran carga de parásitos intestinales, lo que, junto a la ausencia de migración estival, su bajo rango (rango 4) y la elevada tasa de agresiones recibidas (Tabla 4.1) sugiere que se encontraba en un estado fisiológico deficiente.

Tabla. 5.3. Variación de la diferencia entre agresiones dadas y recibidas con la edad. -1: recibidas > dadas, 0: dadas = recibidas, +1: recibidas < dadas. ad, ad+1, etc. = años sucesivos a partir del primero de seguimiento; n = número de interacciones agresivas.

	3 ^{er} año	4 ^o año	ad	ad+1	ad+2	ad+3	ad+4	ad+5	n	ganadas	perdidas	resultado no definido
<i>machos de edad conocida:</i>												
VvB97	-								8	0	4	4
TvB97		-	-	+					15	5	3	7
<i>edad desconocida (> 4 años):</i>												
Cvb98				-	+	0	0		5	3	1	1
Cruzna98				-					1	0	1	0
Kna98					-				20	5	9	6
Svadt98				0	0	0	0		2	0	0	2
HvBti99				+	0	+			5	2	0	3
LvB97						-	0	0	1	0	1	0
UaNti99				+	0	0			6	2	0	4
XvBti01			+	+					7	3	0	4

Discusión

La mayor frecuencia tanto de interacciones agresivas, como de fases incompletas de *rueda* (fases R1 y R2) entre los machos del lek entre diciembre y marzo, en ausencia de hembras en las cercanías, y el posterior descenso de dichos comportamientos en abril, sugiere que en los meses anteriores a la fase de cópulas tiene lugar el establecimiento de la jerarquía en el grupo o la confirmación de la ya existente de años anteriores. Nuestros resultados confirman las observaciones e interpretación de Hidalgo y Carranza (1990, 1991). Las agresiones registradas en la fase de cópulas, aunque podrían contribuir a mantener el orden ya establecido, tienen fundamentalmente una función de competencia directa por el acceso a las hembras (interrupciones de cópula, ver capítulo 6).

Los machos con mayor grado de desarrollo de sus caracteres sexuales secundarios fueron los que se vieron implicados en menor cantidad de interacciones agresivas en la fase prerreproductiva. En el capítulo 3 hemos visto que dichos caracteres están correlacionados con el peso y el tamaño del macho (en el caso de longitud y

número de barbas), así como con la edad (diseño del cuello principalmente, aunque también longitud de las barbas) siendo por tanto buenos indicadores de su capacidad competitiva. La presencia de estos rasgos epigámicos ya desde finales del invierno, antes del inicio de la estación de cópulas, disminuye probablemente el coste del mantenimiento de la jerarquía, suprimiendo interacciones innecesarias durante los meses de mayor actividad agresiva, y sobre todo, en la fase de apareamientos en abril, al ser conocida la capacidad competitiva de cada individuo para los demás a través de sus rasgos fenotípicos.

De acuerdo con lo anterior, sería esperable que la tasa media de agresiones de los machos no marcados del lek (adulto medio) fuese intermedia entre la de los machos marcados de mayor rango y la de los de menor rango. Esto sólo se cumplió en el lek Ribatejada-Valdetorres, mientras que en Camarma la tasa media de agresiones de los machos no marcados fue similar a la del marcado de menor rango. Esto se debió a la presencia en este lek de una cantidad relativamente más elevada de inmaduros (6-10 de un total de 24-32 machos según los años); la alta tasa de agresiones en que se vieron implicados estos inmaduros elevó la tasa media de agresiones en dicho lek.

En otros estudios se ha relacionado la presencia de jerarquías lineales entre los individuos de un grupo con características fenotípicas de sus miembros como peso, edad, tamaño o forma y tamaño de determinados caracteres morfológicos (Chase, 1974) (Jackson y Winnegrad, 1988; Drews, 1993). Höglund (1990) midió la respuesta ante un estímulo en machos de diferentes estatus de *Gallinago media*, observando que sólo reaccionaron los subdominantes y subordinados, mientras que los machos dominantes no atacaron.

Nuestros resultados también muestran que los machos que participaron en menos agresiones durante la época prerreproductiva obtendrán posteriormente un mayor éxito de cópula. Éstos son los de edad más avanzada y mejor condición física (capítulo 5), confirmando la relación entre edad, condición, éxito reproductivo, estatus social y baja tasa de agresiones. En otras especies que se reproducen en leks se ha comprobado que el estatus de dominancia influye en el éxito de cópula (pavos, Watts y Stokes, 1971 citado en Piper, 1997), *Gallinago media* (Höglund y Robertson, 1990) y en *Chiroxiphia linearis* (pájaro Toledo) (Foster, 1977), *Chiroxiphia caudata* (Foster, 1981; McDonald, 1989; McDonald y Potts, 1994) y en *Tetrao tetrix* (Hovi et al., 1995), y que los machos con mayor éxito de cópula presentan relaciones de dominancia estables (Widemo y Owens, 1995 citado en; Widemo, 1997), (revisiones en Johnsgard, 1994; Höglund y Alatalo, 1995; Piper, 1997).

En diversas especies con jerarquía lineal se ha comprobado que cuando un individuo de rango jerárquico elevado desaparece, su estatus es heredado por uno de los machos con rango jerárquico más cercano a él (Rippin y Boag, 1973; revisiones en Johnsgard, 1994; Höglund y Alatalo, 1995; Piper, 1997). Este comportamiento fue observado durante la realización del presente estudio. Uno de los machos de Camarma con rango fenotípico A, gran fidelidad a la zona de exhibición y elevado éxito de cópula, desapareció en invierno de 2001. Su zona de exhibición vacante fue ocupada en la primavera siguiente por un macho de características fenotípicas muy similares a las del desaparecido, lo que sugiere que el estatus del nuevo macho debía de ser próximo al del desaparecido.

En nuestro estudio los machos inmaduros y los adultos de bajo estatus emplearon un porcentaje apreciable de su tiempo durante la fase prerreproductiva en interacciones agresivas, lo que sugiere que necesitaban mantener o mejorar su estatus. En dichos individuos el resultado más frecuente de las agresiones fue negativo, pasando en años posteriores a positivo, o bien desapareciendo las agresiones. Estas observaciones apoyan la existencia de jerarquía lineal con ascenso en el rango relacionado con la edad del macho. Chase (1974) describe un modelo para explicar jerarquías lineales según los atributos individuales, los cuales pueden predecir el estatus del individuo en la jerarquía basado en características que determinan la dominancia, como tamaño y edad. La longevidad de la Avutarda y la fidelidad de los machos al lek facilitan el mencionado mecanismo de información social necesario para el desarrollo de jerarquías basadas en el reconocimiento entre sus componentes. Esto explicaría que las interacciones se desarrollen principalmente entre los individuos jóvenes que todavía no tienen un estatus aceptado.

Bibliografía

- Archawaranon, M., Dove, L. y Wiley, R. H. 1991. Social inertia and hormonal control of aggression and dominance in white-throated sparrows. *Behaviour*, 118: 42-65.
- Avery, M. I. 1984. Lekking in birds: choice, competition and reproductive constraints. *Ibis*, 126: 177-187.
- Beehler, B. M. y Foster, M. S. 1988. Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems. *American Naturalist*, 131: 203-219.
- Bekoff, M. y Byers, J. A. 1985. The development of behavior from evolutionary and ecological perspectives in mammals and birds. *Evolutionary Biology (New York)*, 19: 215-286.
- Belthoff, J. R., Dufty, A. M., Jr. y Gauthreaux, S. A., Jr. 1994. Plumage variation, plasma steroids and social dominance in male house finches. *Condor*, 96: 614-625.
- Black, J. M. y Owen, M. 1987. Determinants of social rank in goose flocks: acquisition of social rank in young geese. *Behaviour*, 102: 129-146.
- Blanchard, R. J., Blanchard, D. C., Flannelly, K. J. y Hori, K. 1988. Ethanol effects on freezing and conspecific attack in rats previously exposed to a cat. *Behavioral Processes* 16: 193-201.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. y Albon, S. D. 1982. *Red Deer. Behavior and Ecology of Two Sexes*. Chicago: Chicago University Press
- Collias, N. E., Collias, E. C., Hunsaker, D. y Minning, L. 1966. Locality fixation, mobility and social organization with an unconfined population of Red Jungle Fowl. *Animal Behaviour*, 14: 550-559.
- Collias, N. E., Collias, E. C. y Jennrich, R. 1994. Dominant red junglefowl (*Gallus gallus*) hens in an unconfined flock rear the most young over their lifetime. *Auk* 111: 650-657.
- Collis, K. y Borgia, G. 1992. Age-related effects of testosterone, plumage, and experience on aggression and social dominance in juvenile male stain bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*) *The Auk*, 109: 422-434.
- Chase, I. D. 1974. Models of hierarchy formation in animal societies. *Behavioural science*, 19: 374-382.

- Drews, C. 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 125: 283-313.
- Duckworth, R. A., Mendonca, M. T. y Hill, G. E. 2004. Condition-dependent sexual traits and social dominance in the house finch. *Behavioral Ecology*, 15: 779-784.
- Fincke, O. M. 1996. Larval behaviour of a giant damselfly: territoriality or size-dependent dominance? *Animal Behaviour*, 51: 77-87.
- Foster, M. S. 1977. Odd couples in manakins: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis*. *The American Naturalist*, 111: 845-853.
- Foster, M. S. 1981. Cooperative behavior and social organization of the swallow-tailed manakin (*Chiroxiphia caudata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9: 167-177.
- Foster, M. S. 1983. Disruption, dispersion and dominance in lek-breeding bird. *The American Naturalist*, 122: 53-72.
- Gewalt, W. 1959. *Die Grosstrappe*. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.
- Goodall, J. 1986. *The chimpanzees of gombe, patterns of behavior*. Cambridge, MA: Belknap Press of Harvard University.
- Graczyk, R. y Bereszynski, A. 1980. Ecological and etological observations on bustards, *Otis tarda* L., during the severe winter 1978/79. *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu*, 122: 77-87.
- Hausfater, G. 1975. Dominance and Reproduction in Baboons (*Papio cynocephalus*). In: *Contributions to Primatology*. Basel: Karger.
- Hegner, R. E. y Wingfield, J. C. 1987. Social status and circulating levels of hormones in flocks of house sparrows, *Passer domesticus*. *Ethology*, 76: 1-14.
- Hellmich, J. 1991. La avutarda en Extremadura. Monografías de Alytes. Mérida: Adenex.
- Hepp, G. R. 1989. Benefits, costs and determinants of dominance in American black ducks. *Behaviour*, 109: 222-234.
- Hidalgo, S. y Carranza, J. 1991. Timing, structure and functions of the courtship display in male great bustard. *Ornis Scandinavica*, 22: 360-366.
- Hidalgo, S. J. y Carranza, J. 1990. *Ecología y comportamiento de la Avutarda (Otis tarda L.)*. Cáceres: Universidad de Extremadura.
- Hill, G. E. y McGraw, K. J. 2006. Bird coloration. In: *Function and Evolution*. Cambridge: Harvard University Press.
- Höglund, J. y Alatalo, R. V. 1995. *Leks*. New Jersey: Princeton University Press.
- Höglund, J. y Robertson, J. G. M. 1990. Female preferences, male decision rules and the evolution of leks in the great snipe, *Gallinago media*. *Animal Behaviour*, 40: 15-22.
- Hovi, M., Alatalo, R. V. y Siikamäki, P. 1995. Black grouse leks on ice: female mate sampling by incitation of male competition?. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37: 283-288.
- Hoysak, D. J. y Ankney, C. D. 1996. Correlates of behavioural dominance in mallards and American black ducks. *Animal Behaviour*, 51: 409-419.
- Jackson, W. M. y Winnegrad, R. L. 1988. Linearity in dominance hierarchies: a second look at the individual attributes model. *Animal Behaviour*, 36: 1237-1240.
- Janson, C. 1985. Aggressive competition and individual food consumption in wild brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18: 125-138.

- Johnsgard, P. A. 1994. *Arena birds: sexual selection and behavior*. Washington and London: Smithsonian Institution Press.
- Lamprecht, J. 1986. Social dominance and reproductive success in a goose flock (*Anser indicus*). *Behaviour*, 97: 50-65.
- le Boeuf, B. J. y Reiter, J. 1988. Lifetime reproductive success in northern elephant seals. In: *Reproductive success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems*. (Clutton-Brock, T. H., Editor), pp. 344-362.
- Mateos, C. y Carranza, J. 1999. Effects of male dominance and courtship display on female choice in the ring-necked pheasant. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 45: 235-244
- McDonald, D. B. 1989. Cooperation under sexual selection: age-graded changes in a lekking bird. *American Naturalist*, 134: 709-730.
- McDonald, D. B. y Potts, W. K. 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird. *Science* 266: 1032-1032.
- Parker, G. A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology* 47: 223-243.
- Paz y Miño, C. G., Bond, B. A., Kamil, C. A. y Balda, P. R. 2004. Pinyon jays use transitive inference to predict social dominance. *Nature*, 430: 778-781.
- Piper, W. H. 1997. Social dominance in birds. Early findings and new horizons. In: *Current Ornithology* (Nolan, V., Editor), pp. 125-187. New York: Plenum Press.
- Rabenold, K. N. 1990. Campylorhynchus wrens; the ecology of delayed dispersal and cooperation in the Venezuelan savanna. In: *Cooperative Breeding in Birds* (Stacey, P. B. y Koenig, W. D., Editores), pp. 157-196. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ramenovsky, I., Schwabl-bezinger, D., Farner, S. y Wingfield, J. C. 1988. Social status, circulating levels of hormones, and competition for food in winter flocks of the White-throated Sparrow. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 107: 107-121.
- Rippen, B. A. y Boag, A. D. 1973. Spatial organization among male sharp-tailed grouse on arenas. *Can. J. Zool.*, 52: 591-597.
- Sade, D. S. 1967. Determinants of dominance in group of free-ranging Rhesus Monkeys. In: *Social Communication among Primates* (Altmann, S. A., Editor), pp. 99-114. Chicago: University of Chicago Press.
- Sandell, M. y Smith, H. G. 1991. Dominance, prior occupancy, and winter residency in the great tit (*Parus major*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29: 147-152.
- Searcy, W. A. 1979. Male characteristics and pairing success in red-winged blackbirds. *Auk*, 96: 353-363.
- Stacey, P. B. y Koenig, W. D. 1990. *Cooperative breeding in birds. Long-term studies of ecology and behavior*. Cambridge: Cambridge University Press
- Sterbetz, I. 1981. Comparative investigation into the reproduction behaviour of monogamous, polygamous and unmated great bustard populations in south-east Hungary. *Aquila*, 87: 31-47.
- Terleph, T. A. 2004. The function of agonistic display behaviours in *Gnathonemus petersii*. *Journal of Fish Biology*, 64: 1373-1385.
- Trail, P. W. 1985. Courtship disruption modifies mate choice in a lek-breeding bird. *Science*, 227 778-780.
- Watts, C. R. y Stokes, A. W. 1971. The social order of turkeys. *Scientific American*, 224: 112-118.
- Westcott, D. y Smith, J. N. M. 1997. Lek size variation and its consequences in the ochre-bellied flycatcher, *Mionectes oleagineus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8: 396-403.

- Whitfield, D. P. 1987. Plumage variability, status signalling and individual recognition in avian flocks. *Trends in Ecology & Evolution*, 2: 13-18.
- Widemo, F. 1997. The social implications of traditional use of lek sites in the ruff *Philomachus pugnax*. *Behavioral Ecology*, 8: 211-217.
- Widemo, F. y Owens, I. P. F. 1995. Lek size, male mating skew and the evolution of lekking. *Nature*, 373: 148-151.

5. Éxito reproductivo en los machos: influencia de edad, tamaño y condición física, y correlaciones con caracteres sexuales secundarios

Introducción

En el capítulo 3 estudiamos la relación que existe entre edad, tamaño y desarrollo de caracteres sexuales secundarios en los machos de Avutarda. Los resultados indicaron que el carácter *barbas* es probablemente un buen indicador de la capacidad competitiva de su portador durante la fase de mayor competencia intrasexual previa a la reproducción, y que dicho carácter, junto con el diseño y color del *cuello*, son buenos indicadores de calidad del macho (edad, peso) frente a la hembras durante la fase de apareamientos. En el presente capítulo pretendemos verificar si los individuos con mayor grado de expresión de dichos caracteres, es decir, los de edad más avanzada y peso más elevado -en relación con su tamaño corporal- son realmente seleccionados como pareja por las hembras, mostrando por tanto un valor más elevado de éxito reproductivo.

La preferencia que muestran las hembras por machos de edad más avanzada ha sido descrita en diversas especies animales (revisiones en Kokko, 1998; Brooks y Kemp, 2001). Dicha preferencia fue explicada en un principio mediante argumentos sólo verbales, que sugerían que tales machos serían portadores de una mayor calidad genética, simplemente por haber demostrado una mayor capacidad de supervivencia, y al haber superado un mayor número de episodios de riesgo de depredación, enfermedad y otras adversidades ambientales, y ser por tanto probablemente portadores de un menor número de genes deletéreos (Trivers, 1972; Halliday, 1978; Halliday, 1983; Manning, 1984; Weatherhead, 1984; Manning, 1985; Manning, 1989). Estos y otros autores sugirieron que determinados caracteres sexuales secundarios, especialmente plumas largas u otros ornamentos exagerados, que representan un coste (*handicap*) para sus portadores, así como algunas pautas elaboradas y costosas de comportamiento de exhibición sexual, estarían correlacionadas con la edad, de forma que servirían como indicadores de calidad del macho. De esta forma, las hembras que seleccionan como pareja machos que exhiben grados elevados de dichos caracteres sexuales o de comportamiento estarán automáticamente seleccionando machos de edad más avanzada. Esta argumentación fue posteriormente formalizada y su validez corroborada mediante modelos de simulación genéticos (Kokko y Lindstrom, 1996), incorporando el efecto de las historias de vida (Kokko, 1998), o teniendo en cuenta el esfuerzo reproductivo en especies longevas e iteróparas (Proulx et al., 2002).

La elección de machos de mayor edad sigue así proponiéndose en la actualidad como uno de los mecanismos evolutivos (*mecanismo indicador basado en la edad*) que explicarían la elección de pareja por parte de las hembras mediante selección de caracteres sexuales masculinos que no reportan beneficios directos a la descendencia.

En efecto, ha sido incluido como uno más de los *mecanismos indicadores de viabilidad*, en el grupo de modelos conocidos como de ‘buenos genes’ o de ‘mecanismos indicadores’, según los cuales un carácter del macho se correlacionaría con su viabilidad o *fitness* (Williams, 1966; Zahavi, 1975; Zahavi, 1977; Kodric-Brown y Brown, 1984; Andersson, 1986; Kokko y Lindstrom, 1996; Pomiankowski y Iwasa, 1998).

El otro gran grupo de mecanismos evolutivos que intervienen en la selección de pareja por parte de las hembras es el de los procesos fisherianos o de retroalimentación positiva, es decir, de coevolución de la preferencia por parte de la hembra de un carácter atractivo del macho y de dicho carácter (Fisher, 1915; Fisher, 1930; Lande, 1981); - hipótesis del ‘hijo *sexy*’ (Weatherhead y Robertson, 1979)-. Sin embargo, la hipótesis ha sido controvertida casi desde el mismo momento en que esta fue planteada, poniéndose en duda hace ya algunos años que el *mecanismo indicador basado en la edad* pudiese ser considerado como una hipótesis general de la evolución de la elección de pareja por selección indirecta (p. ej., Hansen y Price, 1995; Beck y Powell, 2000). En una reciente revisión del tema, Brooks & Kemp (2001) proponen rechazar la validez general de este mecanismo, dado que los trabajos publicados más recientes aportan evidencias tanto a favor como en contra de dicho mecanismo. (Kirkpatrick y Ryan, 1991; Hansen y Price, 1995).

Dado que en las especies con sistemas reproductivos basados en la defensa de recursos (p. ej., un mejor territorio de cría), o cuando la edad del macho puede representar algún otro tipo de beneficio directo para la descendencia (p. ej., un mejor cuidado parental por su mayor experiencia), dichos beneficios directos pueden dificultar la detección de un efecto de la edad en sí misma, para verificar la hipótesis del *mecanismo indicador basado en la edad* se deberían elegir especies en las que el macho no aporta dichos beneficios, como es el caso de especies poligínicas que se reproducen en leks. En la revisión de Brooks & Kemp (2001) sólo se citan 10 trabajos con especies en las que los machos no aportan beneficios directos, y sólo una que se reproduce mediante leks. Aunque Johnsgard (1994) cita varias especies de aves que se reproducen mediante leks en la que se ha observado una relación positiva entre edad más avanzada y mayor éxito reproductivo en machos, Andersson (1994) sólo cita en su revisión una especie de ave en la que el carácter seleccionado sea la edad del macho: *Chiroxiphia linearis* (McDonald, 1989), siendo en la mayoría el tamaño, caracteres del plumaje, o calidad del territorio. Dicho autor concluye, tras revisar las evidencias publicadas, que aunque se sabe que en los leks el éxito reproductivo está sesgado hacia unos pocos machos, no están claros los mecanismos de elección de pareja por parte de las hembras, ya que algunos estudios han encontrado correlación entre éxito y determinados aspectos de la exhibición del macho, y pocos con caracteres morfológicos.

En cuanto al peso -y, más concretamente, el índice de condición corporal, que evalúa el estado físico del individuo, al estimar la desviación del peso respecto al tamaño corporal-, también se ha descrito su importancia como indicador de un mejor estado de salud del macho en diversas especies, particularmente en aves y mamíferos poligínicos, y más concretamente, en especies que se reproducen en leks (Höglund y Alatalo, 1995). En éstas se ha demostrado el importante papel que desempeña el tamaño o el peso como factores decisivos de éxito no sólo en el proceso de competencia intrasexual, sino en el de elección por parte de las hembras (Andersson, 1994; Dunn et al., 2001). En alguna de estas especies también se ha observado mayor éxito reproductivo en machos de edad más avanzada de diversas especies que se reproducen

en leks (revisión en Johnsgard, 1994), aunque no siempre el efecto de la edad se ha podido independizar de otros efectos como los debidos a tamaño o peso, ni ser relacionados con el grado de expresión de caracteres sexuales secundarios supuestamente indicadores de dichas variables morfológicas.

En este estudio, basándonos en el seguimiento de machos de avutarda marcados en libertad, pretendemos verificar si existen efectos significativos e independientes de la edad, del tamaño y del estado corporal sobre su éxito reproductivo, y si distintos parámetros estimadores de éste se correlacionan con el grado de expresión de sus caracteres sexuales secundarios. En esta especie, que como hemos visto en el capítulo 1, es una de las de mayor dimorfismo sexual entre los Vertebrados, es esperable que el tamaño y/o peso sean decisivos a la hora de condicionar el éxito en enfrentamientos por ascender en la escala jerárquica del grupo reproductivo (ver capítulo 4), así como en el posterior acceso a hembras y el consiguiente éxito de cópula. La importancia del tamaño en algunas especies poligínicas es tal, que las diferencias interindividuales que se manifiestan ya a edades tempranas tendrán un efecto notable sobre su éxito en la edad adulta (p. ej, Clutton-Brock et al., 1982). En la Avutarda se ha observado que cuanto más alimento ingiere un joven macho durante su periodo de dependencia materna, antes se integra en el bando de machos reproductores, por lo que dispondrá de mayores posibilidades de ascender en la escala jerárquica dentro del mismo (Alonso et al., 1998). En cuanto a la edad, al ser una especie muy longeva, con una estructura jerárquica muy marcada, y muy fiel a sus leks tradicionales, también es esperable un aumento del éxito reproductivo de los machos de edad más avanzada.

Como vimos en el capítulo 3, los machos de Avutarda siguen creciendo en tamaño corporal una vez superada la edad de madurez reproductiva, a los 4 años, hasta la edad de, al menos, los 6-7 años. Sin embargo, el peso aumentó de forma significativa sólo hasta los 5 años, edad a partir de la cual parece oscilar más en función de otros factores, como el estado físico concreto en el que se encuentra un individuo concreto cada año, aunque no descartamos que siga existiendo una correlación positiva que en nuestra muestra no llegó a alcanzar el nivel de significación estadística. Por ello, en principio sería posible que ambas características del macho, su peso y su edad, se manifestasen como características importantes para que un macho pueda ser elegido por las hembras para el apareamiento.

En los dos únicos estudios sobre Avutarda Común realizados con anterioridad se obtuvieron resultados contradictorios, y en ninguno de ellos se pudo determinar inequívocamente la influencia de la edad sobre el éxito reproductivo (Carranza y Hidalgo, 1993; Morales et al., 2003). En el primero, basado en una muestra de sólo 7 machos en cautividad, la edad se correlacionó con longitud de barbas, pero no se estudió el éxito reproductivo. En el segundo, basado en una muestra de sólo 10 machos de edad conocida, la tasa de cópula no se correlacionó con la edad, aunque sí con el grado de expresión del carácter *cuello*, que, como hemos visto en nuestro estudio (capítulo 3), es un indicador de edad. Sí se pudo comprobar la importancia del peso como variable correlacionada con la tasa de exhibición sexual en cautividad (Carranza y Hidalgo, 1993), y como componente fundamental del éxito reproductivo de los machos en libertad (Morales et al., 2003), pero no se pudo establecer inequívocamente su contribución independiente de la de la edad.

Métodos

Muestra de individuos marcados

Este estudio se basa en el seguimiento del comportamiento de exhibición sexual de 41 machos adultos marcados con placas alares o dorsales y emisores de radio en 9 leks de la provincia de Madrid, en los años 1998- 2001 (Tabla 5.1). Los machos adultos fueron capturados en febrero, dos meses antes de su seguimiento. El procedimiento de captura y marcaje, y la definición de las variables biométricas se detallan en Metodología general y capítulo 3. Los datos utilizados proceden de machos adultos, es decir, desde la primavera de su cuarto año calendario inclusive en adelante. En el caso de los machos capturados ya adultos, la edad se estimó de acuerdo a los criterios definidos en Alonso et al (2006).

El peso y las medidas lineales de cada macho se tomaron en el momento de su captura (definiciones de estas variables en el capítulo 3). A partir de dichas medidas se calculó para cada individuo un índice de condición corporal, definido como peso/ala^3 (Searcy, 1979; Brown, 1996), que representa el grado de desarrollo ponderal respecto a su tamaño y, por tanto, puede ser un buen indicador del estado físico. A lo largo del periodo de estudio se estimaron además para cada macho valores representativos del grado de desarrollo de sus caracteres sexuales secundarios, según el procedimiento descrito en el apartado *Categorización fenotípica y estudio del comportamiento reproductivo de los machos durante la fase de apareamiento* del capítulo 3. Para comprobar si el rango de edad y/o peso entre los machos de un mismo lek podría afectar a su éxito reproductivo, se estudió, en los individuos marcados de los 3 leks con mayor muestra de marcados y mejores condiciones de observación, la relación entre el grado de desarrollo de los caracteres sexuales secundarios *cueño y barbas* –que, como hemos visto, son buenos indicadores de edad y peso-, expresados como valores de rango dentro del lek, y el éxito de cópula de cada individuo.

Seguimiento de los individuos

El comportamiento reproductivo de los machos marcados se estudió durante las horas de mayor actividad sexual, entre el amanecer y el mediodía, con una frecuencia de 1-2 días por semana, a lo largo del periodo de exhibición sexual y apareamiento (finales de marzo a mediados de mayo), y durante 1-3 primaveras en cada individuo. En estudios anteriores se había comprobado que la actividad sexual se concentra en las primeras horas de la mañana y las últimas de la tarde, siendo mínima en las horas centrales del día (Hidalgo y Carranza 1990; Hellmich, 1991; Morales, 2000). Los periodos de observación anuales para cada individuo fueron de entre 48 y 1373 minutos, con muestras totales para cada uno de ellos, sumando todos los años, de entre 60 y 2650 minutos. Cada macho marcado fue localizado cada día con las primeras luces de la mañana mediante receptores Telonics TR2-TS1, manteniéndose controlado visualmente a partir de ese momento, y siempre que fue posible –en caso contrario se anotaban los periodos en los que no estaba visible- desde vehículos todo terreno situados en puntos altos, a distancias de 1-3 km del individuo focal, y utilizando telescopios de 20-40x a 60-90x. La situación del macho focal, y la de los machos y hembras cercanos (< 1 km)

se anotaron en mapas de parcelas 1:10.000, siempre que se producía un cambio en la cantidad de individuos del entorno cercano y, por defecto, cada 30 minutos.

Tabla 5.1. Tamaños muestrales relativos a los individuos marcados utilizados en el presente estudio. El número de machos seguidos en cada una de las primaveras fue de 19 en 1998, 17 en 1999, 21 en el 2000 y 6 en el 2001.

lek	nº machos seguidos		días de seguimiento	horas de observación	años
	capturados ya adultos ²	capturados jóvenes ³			
Talamanca-Valdetorres	4	3	27	83	1998-2001
Ribatejada-Valdetorres	5		35	59	1998-2000
Meco	4		10	83	1998
Camarma	6	1	36	15	1999-2001
Daganzo-Camarma	3		15	41	1998
Daganzo	4	1	5	136	2000
Campo Real	3		21	56	1999-2000
Pinto ¹	5		24	6	1998-1999
Torrejón de Velasco ¹	2		4	30	2000
Totales	36	5	177	509	1998-2001

¹ Estos individuos fueron excluidos de los análisis de tasas de comportamiento, debido a la dificultad que presentó su seguimiento, por las características del terreno; sólo se utilizaron para el cálculo de fecha de primera exhibición en solitario y días de exhibición en solitario

² ≥ 4 años de edad

³ A la muestra de machos capturados y marcados de adultos se fueron añadiendo individuos marcados como pollos, una vez establecidos como adultos en los *leks* (≥ 4 años de edad)

Variables de comportamiento reproductivo

A lo largo del periodo de observación se registraron *ad libitum* (Martin y Bateson, 1993) el tipo y duración, en segundos, de cada una de las pautas de comportamiento siguientes: *comer*, incluyendo breves periodos de vigilancia entre los de alimentación; *vigilar/descansar*: en pie, con cuello erguido; *descansar echado*; *agresión* a/de otro individuo: cuando hubo contacto físico entre los machos involucrados; *intimidación*: cuando un macho se acercó a otro con cola erguida y cuello oblicuo, pero no hubo contacto físico; *exhibición sexual* o '*rueda*': se anotó la duración de cada una de sus fases, de las que se distinguieron cuatro tipos: *R0*: macho con cuello, barbas y alas en reposo, pero cola desplegada en abanico sobre el dorso, haciendo conspicuo el plumaje

ventral blanco de la cola; *R1*: macho con saco gular ligeramente inflado, barbas parcialmente erizadas, carpos caídos mostrando las plumas ventrales de las alas, cola abatida sobre el dorso, y vientre posterior ligeramente levantado; *R2*: macho con cuello notablemente inflado y ligeramente inclinado hacia atrás, barbas completamente erizadas, carpos parcialmente volteados, zonas laterales del cuello desprovistas de plumas ya visibles; *R3*: cuello completamente inflado e inclinado sobre el dorso, haciendo las zonas de piel desnuda del cuello muy conspicuas, barbas totalmente erizadas, carpos completamente volteados, cola totalmente desplegada sobre el dorso y vientre levantado, más alto que el pecho, mostrando la región cloacal blanca; esta fase suele ir acompañada de movimientos rítmicos de los carpos cuando alcanza una larga duración; *ciclo de exhibición plena R30*: cuando hay hembras presentes en las cercanías del macho y, especialmente en los instantes previos a la cópula, entre sucesivas fases *R3* el macho intercala otras de *R0*, durante las cuales se desplaza algunos metros, para seguir en *R3*; la suma de estas fases se definió como *ciclo R30*, que se prolongó desde el inicio de la primera *R3* hasta que el ave volvía a la actitud de reposo. No todas las ruedas concluían necesariamente en la fase final (*R3* ó *R30*), sino que podían ser interrumpidas en cualquier momento, bien voluntariamente, bien por la intrusión de otro macho.

A partir de los tiempos medidos de cada pauta se calcularon las siguientes tasas: *% de tiempo en rueda*: porcentaje de tiempo que cada macho empleó en exhibirse, sobre el tiempo total de observación; se consideraron las duraciones de cada una de las fases de rueda de manera independiente, incluyendo la del ciclo *R30*; *número de R3*; *número de R30*. Además se calcularon las siguientes variables: *tamaño medio de bando*: cantidad media de machos que componen el bando en el que se encontraba integrado el macho focal (un dato por hora); *fecha de primera exhibición en solitario*: media entre la última fecha juliana en que el macho fue visto incorporado en el bando de adultos y la primera en que se le vio exhibiéndose en solitario; *días de exhibición en solitario*: número de días a lo largo de la primavera desde la fecha de primera exhibición en solitario de un macho hasta que el mismo se unió de nuevo al bando de machos del lek tras la reproducción; *tiempo diario de exhibición en solitario*: porcentaje medio de tiempo diario que cada macho pasó aislado del resto de machos del lek, sobre el tiempo total de observación.

Éxito reproductivo

Como estimador del éxito reproductivo se definió la *tasa de cópula*, o suma de las *cópulas consumadas* e *intentos de cópula* dividida por el tiempo de observación de cada individuo. Dada la baja frecuencia con que se observan cópulas en esta especie (Gewalt, 1959; Hidalgo y Carranza 1990; Hellmich, 1991; Morales, 2000), para estimar una tasa de cópula representativa del éxito reproductivo de un macho se consideró adecuado sumar los intentos de cópula, más frecuentes que las cópulas, entendiendo como tales aquellas ocasiones en las que el macho fue visitado por una o más hembras, que no llegaron a copular con él, pero que se acercaron a muy corta distancia del macho, incluso llegando a rodearle y/o picarle las plumas del abdomen, descripción detallada en Hellmich (1991). Previamente se comprobó que las frecuencias de cópulas e intentos están correlacionadas, es decir, que los machos que realizan un mayor número de intentos de cópula tienen mayores probabilidades de conseguir cópulas efectivas. En efecto, según observaciones propias -para ampliar la muestra utilizamos los datos

recogidos durante el presente estudio, así como los recogidos en un estudio previo realizado en Villafáfila (Morales, 2000; Morales et al., 2003)-, la frecuencia de cópulas consumadas por un macho estuvo correlacionada con la de los intentos de cópula que llevó a cabo (muestra conjunta de machos de Madrid y Villafáfila: $r=0.33$, $p=0.020$, $n=48$ individuos; muestra de machos de Madrid: $r=0.33$, $p=0.067$, $n=31$; muestra de machos de Villafáfila: $r=0.49$, $p=0.047$, $n=17$). Además de tasa de cópula, se calculó también el *número medio de hembras atraídas*: valor medio de la cantidad de hembras presentes a <100 m de distancia del macho cada hora a lo largo del periodo de observación. Esta variable ha sido utilizada como un estimador del éxito reproductivo de los machos en estudios anteriores con esta especie (Hidalgo y Carranza, 1991; Morales et al., 2003).

Análisis estadísticos

Para cada individuo se calculó un valor medio de cada una de las variables descritas en los párrafos anteriores. Dicho valor medio se obtuvo incluyendo todos los años de seguimiento de cada individuo, debido a que las cópulas e intentos de cópula –utilizadas para estimar la *tasa de cópula*, principal variable dependiente estudiada- fueron tan infrecuentes que no permitieron obtener tasas anuales suficientemente fiables. Sin embargo, dado que el peso –utilizado para calcular el índice de condición corporal, una de las principales variables independientes estudiadas- sólo pudo ser medido en el primer año de seguimiento, los análisis en los que se incluyó dicha variable se realizaron, tanto con valores medios de los varios años de seguimiento, como con los valores medios sólo de primer año.

Para el cálculo de las tasas de exhibición y cópula se descartaron los individuos con <200 minutos de observación (10 individuos), así como los de 2 leks (Pinto y Torrejón de Velasco) en los que, debido a las dificultades de observación determinadas por el relieve del terreno, se provocó molestias a los machos que alteraron su comportamiento normal.

Las diferencias interanuales en las fechas medias de cópula y de máxima cantidad de machos exhibiéndose en solitario se analizaron mediante ANOVA. La relación entre el fenotipo de cada individuo (medidas corporales lineales, peso, índice de condición corporal, edad, grado de expresión de los caracteres sexuales *cuello* y *barbas*) y su comportamiento y éxito reproductivos (fenología y duración del periodo de exhibición, cantidad de hembras atraídas, tasas de rueda y de cópula) se exploraron mediante análisis de regresión simple, previa transformación de variables para normalizar sus distribuciones. Posteriormente se realizaron análisis de regresión múltiple de edad e índice de condición corporal, como variables principales, sobre cada una de las variables de comportamiento reproductivo y sobre éxito de cópula, obteniéndose coeficientes de correlación parcial de aquellas dos sobre cada una de éstas últimas. Para los análisis se empleó el paquete estadístico STATISTICA 6.0 (StatSoft, 2001). Se asumió la hipótesis de dos colas en todas las pruebas realizadas.

Resultados

Frecuencia y fenología de cópulas

A lo largo de los cuatro años de estudio, con 509 horas útiles de observación en el campo, tan solo se vieron un total de 8 cópulas que llegaron a consumarse, sumando las 4 observadas en 31 individuos marcados y las 4 observadas en no marcados. Además, se registraron un total de 92 intentos de cópula (42 en los 31 marcados, 50 en no marcados), en los que la consumación de la misma no se llevó a cabo, bien por decisión de la hembra, que abandonó al macho, bien por interrupción del acto por parte de otro macho. El periodo de cópulas se extendió entre finales de marzo y mediados de mayo, alcanzándose la máxima frecuencia de intentos de cópula en la tercera semana de abril (Fig. 5.1). La fecha media de cópulas fue el 18 de abril (fecha juliana = 107), coincidiendo exactamente con la fecha media de máxima cantidad de machos exhibiéndose en solitario, tras la explosión del lek (ver capítulo 2). Comparando los años de estudio, se observó un ligero adelanto en ambas fechas medias en 1999, sólo significativo en el caso de la mayor presencia de machos solitarios (Fig. 5.2).

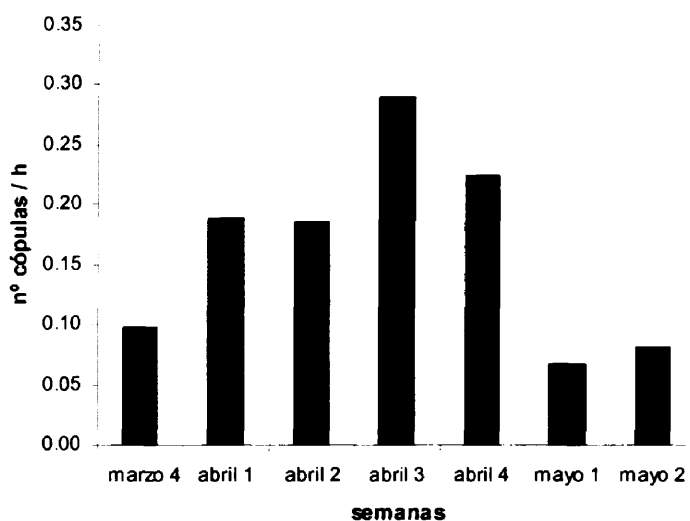


Figura 5.1. Variación estacional media de la frecuencia de cópulas, incluyendo tanto las cópulas consumadas como los intentos de cópula (ver definición de éstos en Métodos). Para el cálculo se consideraron tanto los machos marcados como los no marcados, controlados durante las 509 horas de observación de comportamiento de las primaveras 1998 a 2001 (n= 8 cópulas -4 de machos marcados, resto de no marcados- y 92 intentos de cópula -38 de machos marcados, resto de no marcados-).

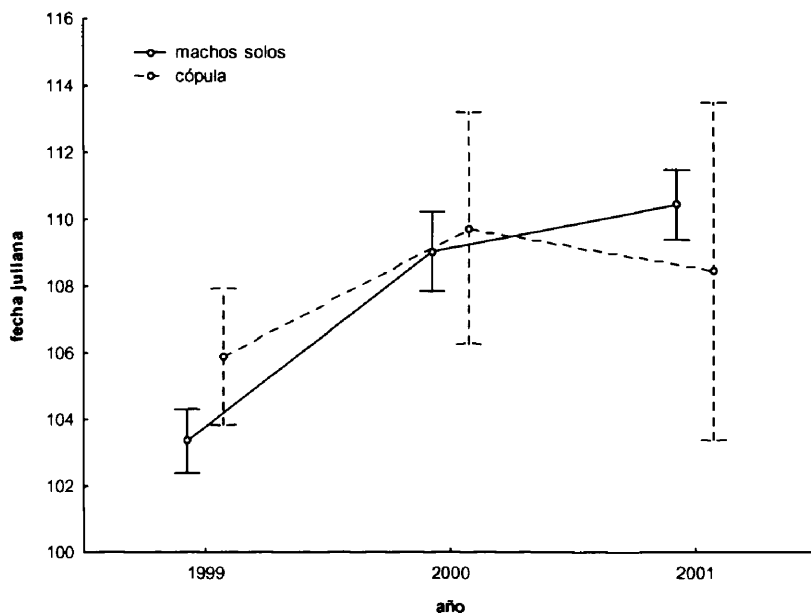


Figura 5.2. Variación interanual de la fecha juliana media de cópulas (línea discontinua) y de la fecha juliana de mayor número de machos exhibiéndose en solitario (línea continua) durante la temporada reproductiva, incluyendo marcados y no marcados de los 5 leks donde fueron observadas copulas o intentos de copulas. Se excluye el año 1998 por bajo tamaño de muestra. Las diferencias entre años fueron significativas en el caso de machos exhibiéndose en solitario ($F_{(2,701)} = 12.569$, $p < 0.05$), no en el caso de fechas de cópula ($F_{(2,80)} = 1.638$, $p = 0.201$).

La cópula se inicia con una fase en la que un macho solitario realiza un cortejo muy elaborado, al que llamamos *rueda*, que consiste en una contorsión general del plumaje para mostrar las partes ventrales blancas y llamar la atención de las hembras. Una vez que la hembra se acerca al macho haciendo la rueda y se encuentra a aproximadamente 1 metro de distancia de éste, suele realizar una minuciosa inspección de su plumaje, tras la cual puede producirse la cópula, aunque en la mayoría de los casos el macho vuelve a la posición de R0, en la cual recorre unos metros antes de volver a iniciar otra vez la secuencia R1-R2-R3. En el caso de efectuarse la copula, cuando la hembra se acerca al macho, éste mantiene la fase de R3 y un ave gira alrededor de la otra. El macho ofrece la región cloacal a la hembra, la cual le picotea esta región, el macho balancea las alas y empuja con ellas a la hembra mientras gira a su alrededor induciéndola a que se eche. Finalmente la hembra se echa, el macho desinfla parcialmente el saco gular, pliega las alas al cuerpo, se coloca detrás de ella con las patas a ambos lados de su cuerpo y mientras picotea su nuca y la parte dorsal y lateral del cuello, copula con ella. Inmediatamente después de la cópula, que dura escasos segundos, ambas aves se levantan. Para una descripción más detallada del proceso de cópula, ver Gewalt (1959), Hellmich (1991).

Diferencias interindividuales en el éxito de cópula en los machos

Sólo 14 (un 45%) de los 31 machos para los que disponemos de muestra suficiente de tiempo de observación realizaron alguna cópula o intento de cópula, resultando la distribución de frecuencias de las mismas extremadamente sesgada entre individuos (Fig. 5.3). La mitad de dichas cópulas e intentos se repartieron entre tan sólo los 4 machos de mayor éxito (el 13% del total de machos estudiados).

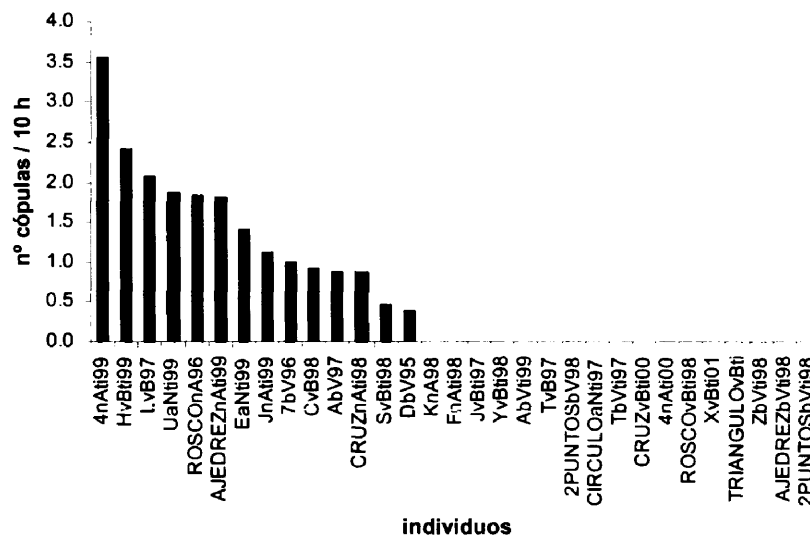


Figura 5.3. Distribución de la frecuencia de cópulas + intentos de cópula en la muestra de individuos marcados. De los 14 machos en los que se observaron intentos de cópula, sólo 3 llegaron a consumir alguna (EaNi99: 2 cópulas; 4nAti99 y CvB98: 1 cópula cada uno).

Relaciones entre biometría, edad, comportamiento reproductivo y éxito de cópula

La Tabla 5.2. muestra las correlaciones simples entre variables que definen el fenotipo de individuos y las que definen su comportamiento y éxito reproductivo. La edad mostró correlación positiva con varios parámetros de tiempo dedicado a exhibición y con tasa de cópula, y negativas con fecha de primera exhibición en solitario y tiempo dedicado a comer. Con la tasa de cópula también se correlacionaron positivamente el peso y el índice de condición corporal (correlación marginalmente significativa, $p=0.096$). Esta última variable mostró correlación negativa con el número de ruedas y con el tiempo en R1. Las medidas corporales no mostraron en general correlaciones significativas con ninguna variable de comportamiento, salvo ala con tiempo diario de exhibición en solitario, y tarso con número de ruedas y tiempo dedicado a vigilar. Las dos variables que definen el grado de expresión de los caracteres sexuales secundarios (cuello y barbas) también se correlacionaron positivamente con varios parámetros de tiempo de exhibición y con tasa de cópula (con esta última, marginalmente en el caso de las barbas). Estas relaciones se comentan con más detalle en los apartados siguientes.

Tabla 5.2. Correlaciones simples entre variables que definen el fenotipo del macho (edad, biometría, etc.) y variables que definen su comportamiento y éxito reproductivo (tasas de cópula, exhibición, etc.). En negrita se señalan las correlaciones significativas (valores de $p \leq 0.05$). P= peso, LAA= longitud del ala (arco), LT= longitud del tarso, LCA= longitud de la cabeza, Categ. de cuello= categoría asignada al cuello, Categ. de barbas= categoría asignada a las barbas, NB= nº de barbas, LB= longitud de las barbas, IC= índice corporal (peso/ala³), Tcop= tasa de cópula, %TR30= porcentaje de tiempo en rueda 30, D30= duración de la rueda 30, NR30= número de veces que inicia la rueda 30, R3= tiempo en rueda 2, R1= tiempo en rueda 1, NR= número de ruedas, DR= duración media de las ruedas, %Tsolo= porcentaje de tiempo de exhibición en solitario, Fprsol= fecha juliana de la primera exhibición en solitario, Dsolo= número de días de exhibición en solitario, Nh= número de hembras a menos de 100 metros de radio del macho focal, Cm= tiempo comiendo, Vg= tiempo vigilando, Agon= tiempo destinado a agresiones.

	Tcop		%TR30	DR30	NR30	R3	R2	R1	NR	DR	%Tsolo	Fprsol	Dsolo	Nh	Cm	Vg	Agon
Edad	r	0.49	0.38	0.52	0.24	0.35	-0.13	-0.14	0.25	0.38	0.61	-0.53	0.71	0.15	-0.39	0.06	-0.13
	n	25	25	26	24	26	26	26	26	26	30	30	28	25	26	26	26
	p	0.012	0.059	0.007	0.269	0.083	0.539	0.500	0.221	0.056	0.000	0.003	0.000	0.470	0.051	0.785	0.531
P	r	0.47	-0.0632	0.20	-0.30	-0.10	-0.15	-0.13	-0.36	0.11	0.26	0.06	0.14	0.34	0.09	-0.01	0.10
	n	23	23	23	23	23	23	23	23	23	28	28	26	23	23	23	23
	p	0.022	0.775	0.359	0.168	0.636	0.497	0.542	0.095	0.630	0.175	0.759	0.509	0.114	0.674	0.974	0.642
LAA	r	0.05	0.13	0.24	0.40	0.18	-0.10	0.29	0.26	0.24	0.47	-0.35	0.28	-0.01	-0.31	-0.05	0.12
	n	21	21	21	21	21	21	21	21	21	26	26	24	21	21	21	21
	p	0.841	0.579	0.305	0.073	0.432	0.664	0.210	0.260	0.292	0.015	0.079	0.190	0.972	0.168	0.837	0.615
LT	r	0.43	0.52	0.25	0.41	0.46	0.48	0.37	0.59	0.36	0.48	-0.17	0.21	-0.32	-0.26	-0.61	0.29
	n	13	13	13	12	13	13	13	13	13	13	13	12	13	13	13	13
	p	0.144	0.066	0.419	0.188	0.116	0.096	0.207	0.035	0.232	0.100	0.585	0.509	0.283	0.398	0.028	0.330
LCA	r	0.25	-0.11	-0.06	-0.12	-0.11	-0.03	0.05	-0.10	0.04	0.46	0.25	0.21	0.14	-0.34	0.25	0.34
	n	11	11	11	10	11	11	11	11	11	11	11	10	11	11	11	11
	p	0.467	0.757	0.851	0.749	0.757	0.920	0.885	0.768	0.901	0.153	0.454	0.556	0.691	0.309	0.456	0.307
Categ. de cuello	r	0.55	0.44	0.55	0.45	0.51	0.18	-0.03	0.39	0.35	0.07	-0.52	0.57	0.20	-0.22	-0.15	-0.32
	n	26	26	26	23	25	25	25	25	25	21	31	29	26	25	25	25
	p	0.004	0.026	0.004	0.030	0.010	0.402	0.887	0.053	0.091	0.752	0.003	0.001	0.328	0.299	0.462	0.119
Categ. de barbas	r	0.33	0.48	0.61	0.27	0.58	0.25	0.28	0.33	0.55	0.10	-0.27	0.30	0.12	-0.31	-0.24	0.20
	n	26	26	26	23	25	25	25	25	25	21	31	29	26	25	25	25
	p	0.099	0.013	0.001	0.210	0.002	0.225	0.169	0.108	0.005	0.677	0.145	0.109	0.561	0.131	0.246	0.341
NB	r	0.10	0.08	0.23	0.00	0.09	-0.06	0.25	0.02	0.19	0.15	-0.05	0.26	0.02	-0.11	-0.08	0.55
	n	22	22	22	22	22	22	22	22	22	27	27	25	22	22	22	22
	p	0.650	0.711	0.313	0.985	0.680	0.794	0.266	0.943	0.395	0.445	0.809	0.212	0.942	0.639	0.709	0.008
LB	r	0.11	0.21	0.32	0.09	0.28	-0.07	0.27	0.19	0.39	0.36	-0.21	0.16	-0.04	-0.25	-0.21	0.22
	n	22	22	22	22	22	22	22	22	22	27	27	25	22	22	22	22
	p	0.631	0.347	0.149	0.677	0.214	0.758	0.230	0.398	0.076	0.063	0.302	0.445	0.843	0.270	0.344	0.330
IC	r	0.37	-0.19	-0.03	-0.52	-0.26	-0.10	-0.50	-0.53	-0.12	-0.10	0.31	-0.06	0.30	0.30	0.11	-0.01
	n	21	21	21	21	21	21	21	21	21	26	26	24	21	21	21	21
	p	0.096	0.410	0.908	0.017	0.257	0.661	0.020	0.014	0.596	0.611	0.12	0.763	0.180	0.194	0.645	0.957

Influencia de la edad sobre el éxito reproductivo

A medida que van acudiendo al lek desde sus zonas de invernada, los machos se van integrando generalmente en un único bando, aunque si el tamaño del lek es lo suficientemente grande, dicho grupo puede fraccionarse, a veces sólo temporalmente, en dos o tres bandos menores. Los machos permanecerán agrupados en dicho bando hasta el momento en el que se produce la llamada '*explosión*' del lek, a primeros de abril, poco antes de comenzar las cópulas (ver capítulo 2)

El proceso de *explosión* no afectó a los machos menores de 3 años, que permanecieron agregados en bando hasta el final de la estación reproductiva. En efecto, 3 años fue la edad más temprana a la que algunos machos fueron observados a lo largo de un periodo de uno o más días exhibiéndose en solitario en la zona del lek (Fig. 5.4 a, ver también Fig. 2.5 en capítulo 2). En la muestra de machos adultos en los que la edad fue estimada se observa que el periodo que pasaron en solitario siguió aumentando con la edad hasta, al menos, los 8-9 años (Fig. 5.4.b). Uniendo ambas muestras, los machos de edad conocida y los de edad asignada, el periodo que los machos pasaron exhibiéndose en solitario fue aumentando prácticamente de forma lineal con la edad, hasta al menos la edad de 9 años (Fig. 5.4.c). El máximo registrado corresponde a un macho de esta edad que pasó 62 días en solitario, desde finales de marzo, cuando se empezaron a observar las primeras cópulas, hasta finales de mayo, cuando todavía algunas hembras, generalmente jóvenes o que habían perdido la primera puesta, permanecían en las zonas de lek intentando conseguir alguna cópula.

A edades crecientes también se produjo un adelanto en la fecha de primera exhibición en solitario (Fig. 5.5). La primera fecha en la que se observó un macho exhibiéndose en solitario fue el 23 de marzo, en dos machos de, respectivamente, 8 y 9 años. Las más tardías fueron el 20 y el 24 de abril, en sendos machos de 3 y 4 años, que realizan su exhibición en solitario aprovechando el periodo de mayor frecuencia de cópulas, en el que es máxima para ellos la probabilidad de conseguir alguna.

En cuanto a la variación del éxito de cópula con la edad, nuestras observaciones de individuos marcados desde jóvenes indican que los machos ≤ 3 años no copularon, ya que permanecieron toda la temporada reproductiva agregados en el bando de inmaduros que se movía por la zona del lek. A los 4-5 años la tasa de cópula fue baja, aumentando a partir de dicha edad (Fig. 5.6).

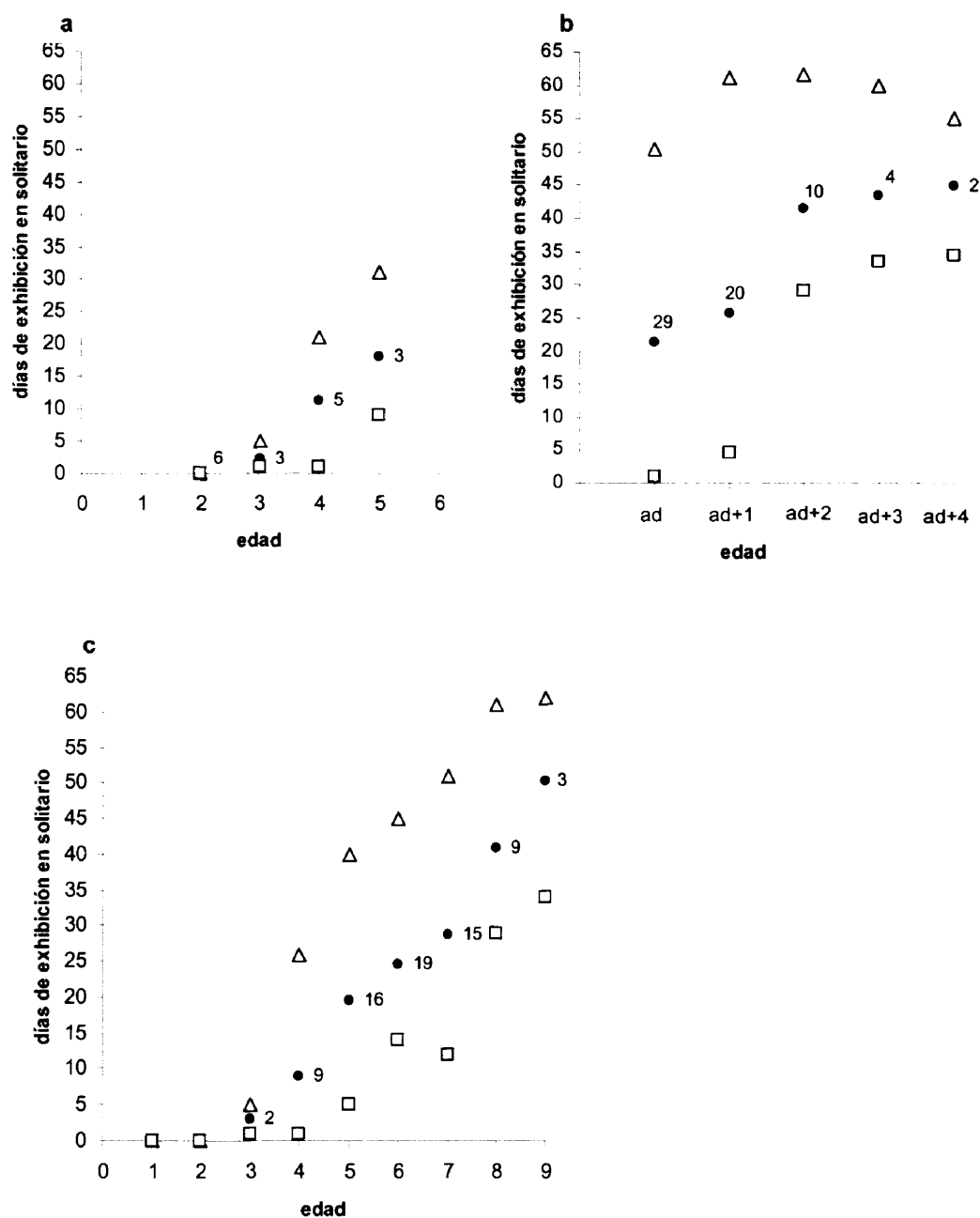


Figura 5.4. Variación con la edad del número de días que un macho pasó exhibiéndose en solitario. (a) muestra de 6 machos marcados de pollos, es decir, de edad conocida; (b) muestra de 36 machos marcados de adultos, es decir, de edad desconocida.; (c) muestra de todos los machos, tras asignar edades estimadas a los capturados de adultos. Se representan valores medios (puntos negros), máximos (triángulos) y mínimos (cuadrados).

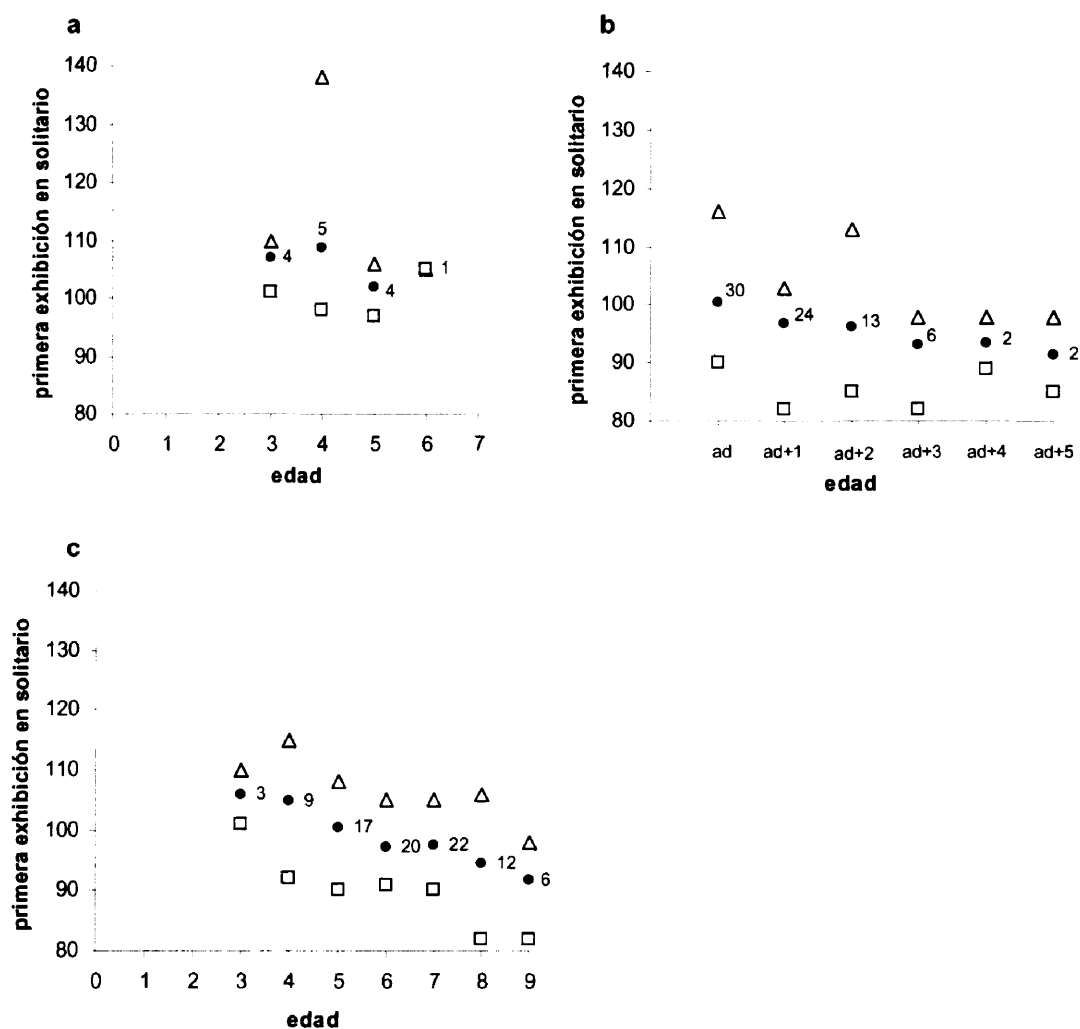


Figura 5.5. Variación de la fecha de primera exhibición en solitario con la edad. (a) Muestra de 6 machos marcados de pollos, es decir, de edad conocida; (b) muestra de 36 machos marcados de adultos, es decir, de edad desconocida; (c) muestra de todos los machos, tras asignar edades estimadas a los capturados de adultos. Se representan valores medios (puntos negros), máximos (triángulos) y mínimos (cuadrados).

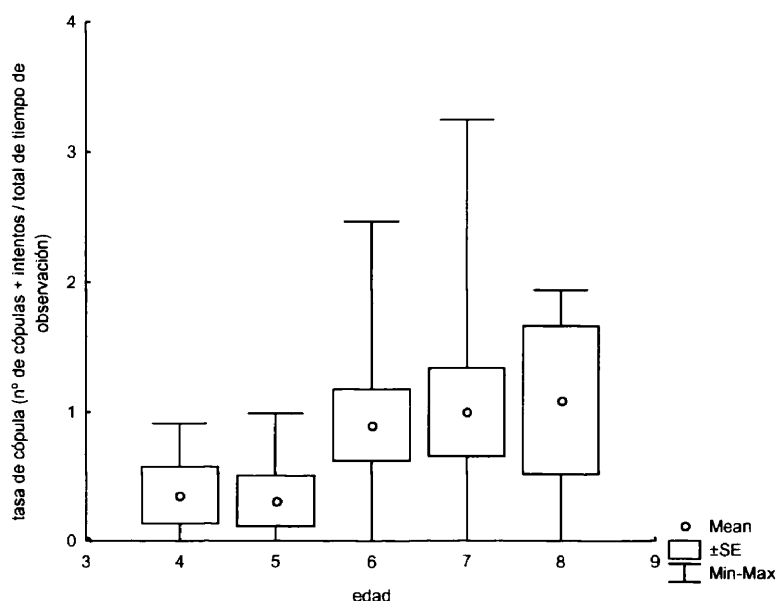


Figura 5.6. Variación del éxito de cópula con la edad. En la Figura se han incluido todos los valores anuales de cada uno de los machos estudiados. La tendencia al aumento con la edad fue significativa (ver Tabla 5.2. test con un solo valor medio de edad por macho).

Influencia de peso y tamaño sobre el éxito reproductivo

La tasa de cópula también aumentó con el peso del individuo (Fig 5.7), así como con su índice de condición corporal (Tabla 5.2). La tasa de cópula no mostró correlación significativa con ninguna de las medidas corporales (Tabla 5.2), aunque sí con la longitud de ala y con el número de barbas, expresadas ambas magnitudes como valores de rango dentro del mismo lek, $r_s = 0.557$, $p = 0.020$, $n = 17$; $r_s = 0.443$, $p = 0.065$, $n = 18$). No se encontró esta correlación con la longitud de barbas.

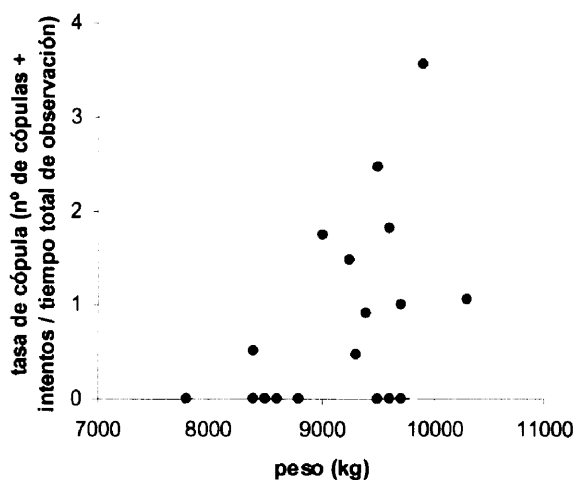


Figura 5.7. Relación entre peso del macho y su éxito de cópula. La correlación fue significativa ($r = 0.476$ $p = 0.022$ $n = 23$, Tabla 5.2).

Fenología de exhibición y éxito de cópula

Los machos que antes se independizaron del bando para exhibirse en solitario y, por consiguiente, aquellos cuyo periodo en solitario a lo largo de la estación reproductiva fue más largo - ambas variables, fechas de primera exhibición en solitario, y número de días de exhibición en solitario, están positivamente correlacionadas ($r = -0.69$, $p < 0.001$, $n=41$)-, fueron los que obtuvieron mayores tasas de cópula (Fig. 5.8, Fig. 5.9).

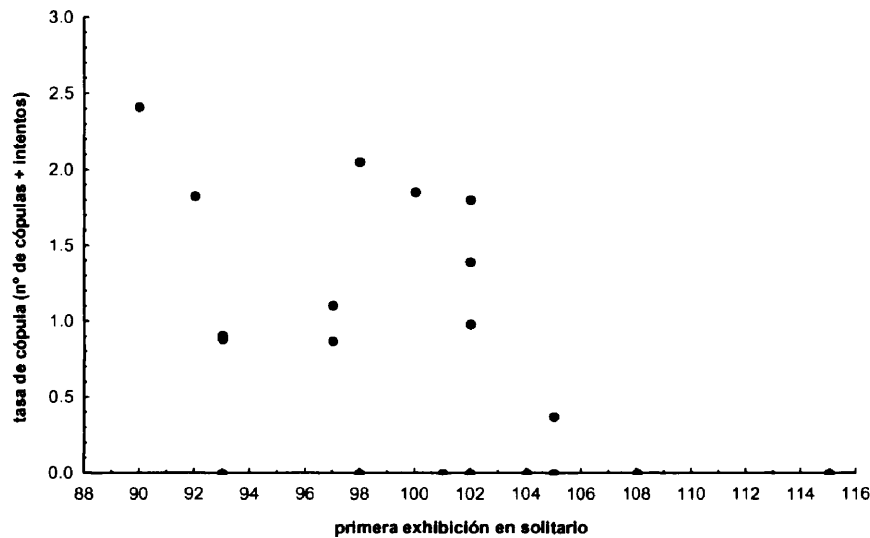


Figura 5.8. Relación entre la fecha juliana de primera exhibición en solitario de un macho y su tasa de cópula. La correlación fue significativa ($r = -0.505$, $p = 0.017$, $n = 22$).

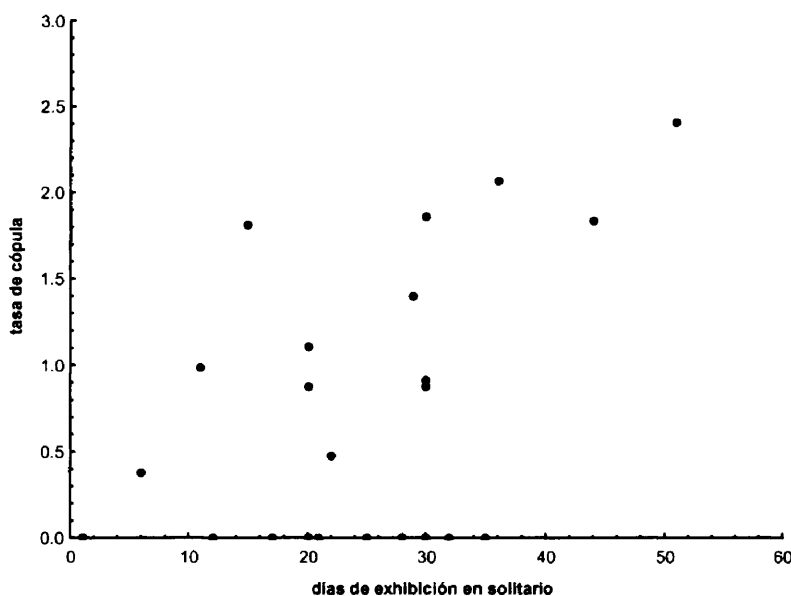


Figura 5.9. Relación entre número de días que pasó un macho exhibiéndose en solitario y su tasa de cópula. La correlación fue marginalmente significativa ($r = 0.390$, $p = 0.059$, $n = 24$).

Patrón diario del comportamiento de exhibición sexual

En general, una vez que un macho optó por independizarse del grupo de machos para exhibirse en solitario, permanecía aislado del grupo durante las horas del día de mayor actividad de la mañana, tendiendo a reunirse con otros machos del lek durante las horas de mediodía para comer o descansar (Fig. 5.10).

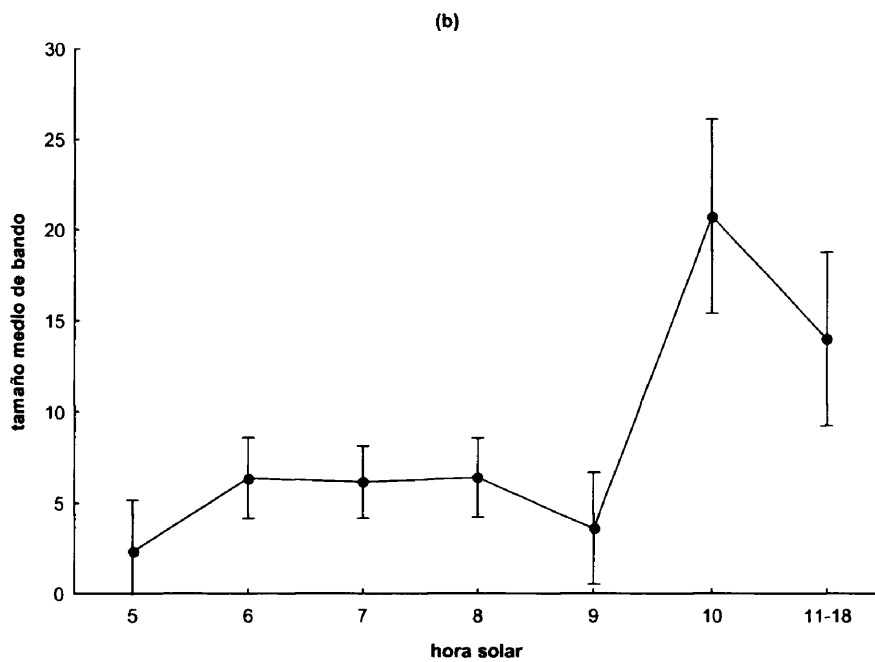
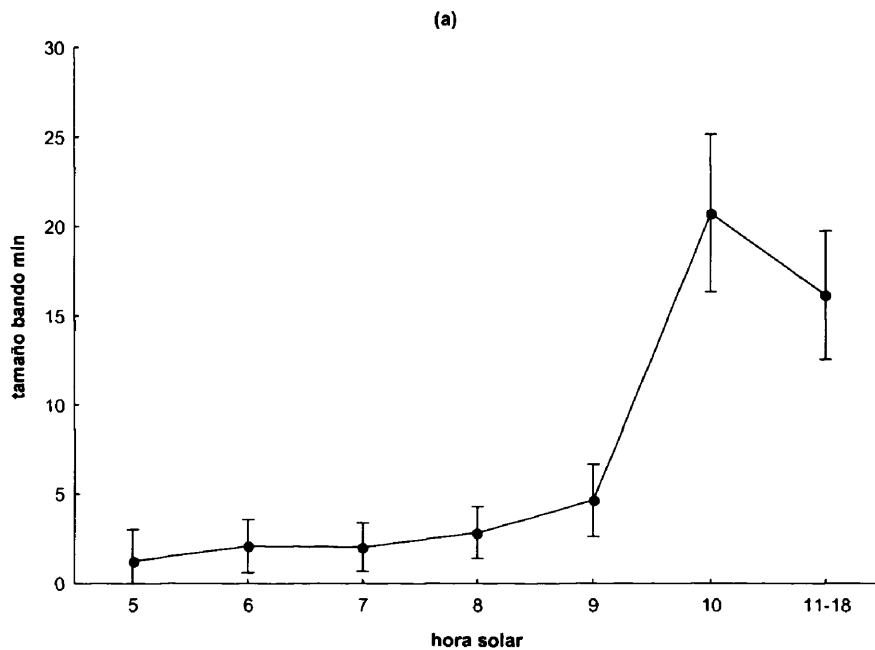


Figura 5.10. Variación horaria del tamaño mínimo (a) y medio (b) de bando en el que se incluyeron los machos marcados durante su periodo de exhibición sexual (mes de abril).

Los machos que más tiempo diario pasaron exhibiéndose en solitario obtuvieron mayor éxito de cópula (Fig 5.11). En los individuos en los que se observó cópula o intento de cópula el tamaño de bando fue de 1 en el intervalo horario de 5:00 a 8:00 h, mientras que en los individuos sin éxito de cópula constatado el tamaño de bando fue mayor, y más temprana la hora a la que comenzaron a reunirse en bando.

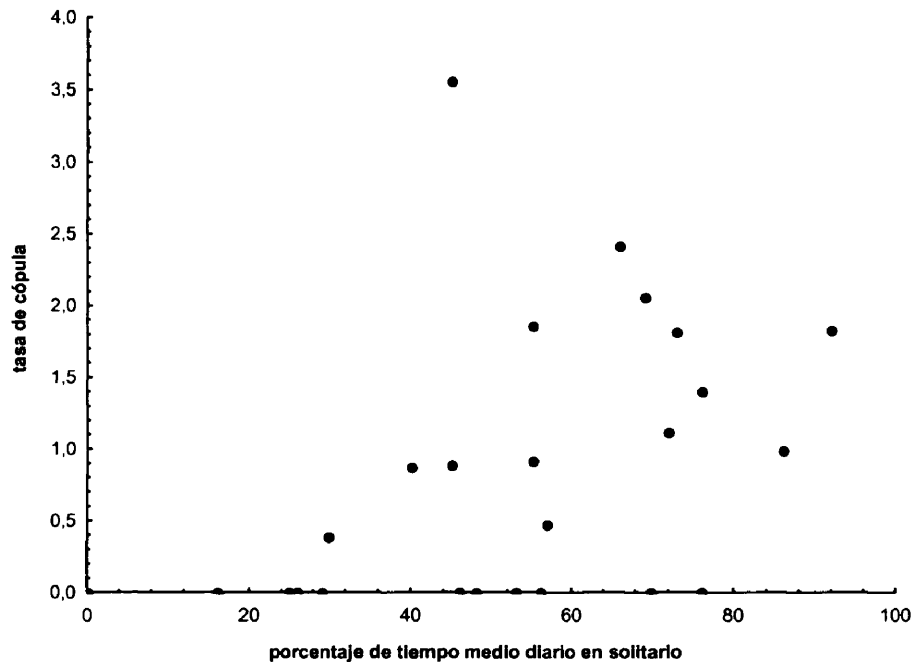


Figura 5.11. Relación entre porcentaje de tiempo durante la horas anteriores a mediodía que pasó un macho exhibiéndose en solitario y su tasa de cópula. La correlación fue significativa ($r=0.420$, $p=0.033$, $n=26$).

De las dos variables que conforman el tiempo diario de exhibición, duración media de las ruedas (ciclos R30) y número de éstas, sólo la primera mostró una correlación positiva significativa con la tasa de cópula (respectivamente, $r=0.670$, $p<0.001$; $r=0.203$, $p=0.331$, $n=25$). La tasa de cópula también mostró correlación positiva con la capacidad de cada macho para atraer hembras (número medio de hembras atraídas a <100 m del macho, $r=0.410$, $p=0.040$, $n=26$ machos).

Análisis conjunto de índice de condición corporal y edad

Los resultados del análisis de regresión múltiple de índice de condición corporal y edad sobre las variables de comportamiento reproductivo mostraron coeficientes de correlación múltiple significativos para fecha de primera exhibición en solitario, días de exhibición, tiempo diario de exhibición, duración media y número de ruedas completas realizadas y tasa de cópula, y marginalmente significativos para porcentaje de tiempo en rueda (Tabla 5.3). Las correlaciones con algunas de estas variables alcanzaron sólo un

nivel marginal de significación en el caso de las muestras de sólo el primer año de seguimiento.

La edad mostró coeficientes de correlación parcial significativos para todas las variables, excepto para número de hembras atraídas en la muestra de todos los años. En la de sólo primer año, algunas variables no alcanzaron el nivel de significación, pero globalmente corroboran los de la muestra del conjunto de años de seguimiento. En cuanto al índice de condición corporal, sólo mostró coeficientes significativos para número de ruedas y tasa de cópula, para ambas muestras.

Estos resultados sugieren que ambas variables, edad e índice de condición corporal, fueron importantes en la determinación del éxito reproductivo de los machos. Los machos de más edad invirtieron un mayor esfuerzo en la reproducción, independizándose del bando de machos que componen el lek en una fecha más temprana, pasando un periodo más prolongado en solitario, tanto durante el día como a lo largo de la primavera, realizando ruedas de mayor duración y aumentando el número de éstas, y obteniendo finalmente un mayor éxito de cópula que los machos más jóvenes. Por otra parte, para una edad constante, los machos de mayor índice de condición corporal también obtuvieron un mayor éxito de cópula que los de menor índice. Aunque no se muestran aquí, las regresiones múltiples con la variable peso en lugar de índice de condición corporal arrojaron idénticos resultados.

Tabla 5.3. Resultados de los análisis de regresión múltiple y correlación parcial de edad e índice de condición corporal sobre distintas variables de comportamiento reproductivo y éxito de cópula. Como el peso $-y$, por tanto, el índice de condición corporal- pudo variar entre años, pero sólo pudo medirse el primer año, se indican los resultados tanto con los datos de primer año de seguimiento, como con los valores medios de todos los años de seguimiento. En general, la tendencia y significación de las correlaciones utilizando una u otra muestra coinciden, quizá debido a que el peso alcanzado en primavera oscile poco entre años (ver Carranza y Hidalgo, 1993 y discusión del presente capítulo)

	r	r ² ajustada	f	P	estima error estándar	Edad (controlando IC)					IC (controlando edad)				
						r	r ²	t	n	p	r	r ²	t	n	p
Fecha de primera exhibición en solitario	0.44	0.12	(2,22)=2.58	0.099	0.02	-0.31	0.09	-1.52	25	0.142	0.31	0.10	1.56	25	0.134
Media de todos los años	0.55	0.24	(2,23)=4.91	0.017	0.02	-0.47	0.22	-2.57	26	0.017	0.33	0.11	1.69	26	0.105
Primer año	0.53	0.20	(2,20)=3.82	0.039	0.26	0.52	0.28	2.76	23	0.012	0.10	0.01	0.47	23	0.646
Media de todos los años	0.60	0.30	(2,21)=5.85	0.010	0.22	0.60	0.35	3.40	24	0.003	-0.02	0.00	-0.08	24	0.937
Primer año	0.45	0.12	(2,21)=2.64	0.095	0.02	0.44	0.20	2.27	24	0.034	-0.03	0.00	-0.16	24	0.876
Media de todos los años	0.60	0.29	(2,23)=6.11	0.007	0.02	0.58	0.34	3.44	26	0.002	-0.10	0.01	-0.48	26	0.635
Primer año	0.37	0.04	(2,18)=1.42	0.267	0.20	0.36	0.13	1.67	21	0.113	-0.03	0.00	-0.13	21	0.899
Media de todos los años	0.54	0.22	(2,18)=3.80	0.042	0.18	0.54	0.30	2.75	21	0.013	-0.01	0.00	-0.05	21	0.956
Primer año	0.37	0.04	(2,18)=1.42	0.267	0.01	0.29	0.08	1.29	21	0.214	-0.23	0.05	-0.99	21	0.335
Media de todos los años	0.50	0.16	(2,18)=2.97	0.077	0.01	0.47	0.22	2.52	21	0.037	-0.20	0.04	-0.86	21	0.400
Primer año	0.63	0.34	(2,18)=6.07	0.010	0.01	0.24	0.06	1.05	21	0.306	-0.60	0.36	-3.18	21	0.005
Media de todos los años	0.66	0.38	(2,18)=7.07	0.005	0.01	0.49	0.24	2.36	21	0.030	-0.56	0.31	-2.86	21	0.010
Primer año	0.43	0.09	(2,18)=2.04	0.159	0.20	0.32	0.10	1.45	21	0.164	0.33	0.11	1.51	21	0.148
Media de todos los años	0.39	0.06	(2,18)=1.64	0.221	0.66	0.26	0.07	1.15	21	0.266	0.32	0.10	1.43	21	0.168
Primer año	0.59	0.28	(2,18)=4.94	0.019	0.17	0.49	0.24	2.37	21	0.029	0.47	0.22	2.24	21	0.038
Media de todos los años	0.66	0.37	(2,18)=6.90	0.006	0.17	0.58	0.34	3.06	21	0.007	0.46	0.21	2.19	21	0.042

Relación entre caracteres sexuales secundarios, comportamiento reproductivo y éxito de cópula

La existencia de correlación de índice de condición corporal, peso y edad con variables que expresan fenología de exhibición y éxito reproductivo determina que aparezcan correlaciones significativas también entre estas últimas variables y el grado de desarrollo de los caracteres sexuales secundarios, ya que dicho grado de desarrollo es expresión de edad y peso, según se vio en el capítulo 3. Los machos con mayor grado de expresión del carácter cuello fueron los primeros en exhibirse como machos solitarios (Fig 5.12), pasando más días en solitario a lo largo del periodo reproductivo (Fig 5.13), y obteniendo mayor tasa de cópula ($r=0.495$, $p<0.009$, $n=27$). Estas relaciones de fechas de primera exhibición en solitario, días de exhibición en solitario y tasa de cópula no fueron significativas con el grado de expresión del carácter *barbas* (respectivamente, $r=0.291$, $p=0.112$, $n=31$; $r=0.276$, $p=0.140$, $n=30$; $r=0.276$, $p<0.163$, $n=27$), si bien en individuos con categoría de *barbas* inferior a 2 la tasa de cópula fue nula.

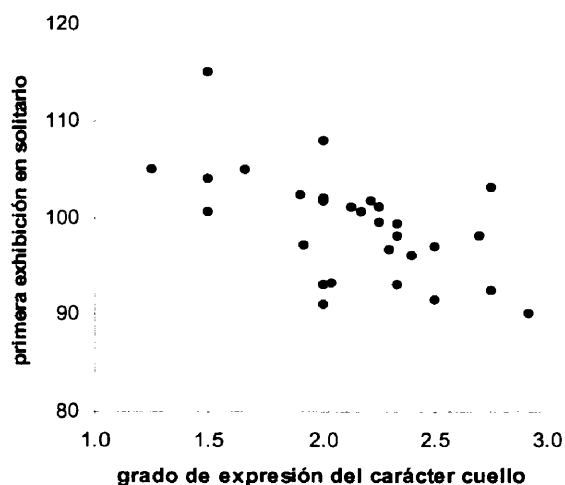


Figura 5.12. Relación entre grado de expresión del carácter *cuello* de un macho y la fecha juliana en que comenzó su periodo de exhibición en solitario. La correlación fue significativa ($r=-0.528$ $p=0.002$ $n=31$)

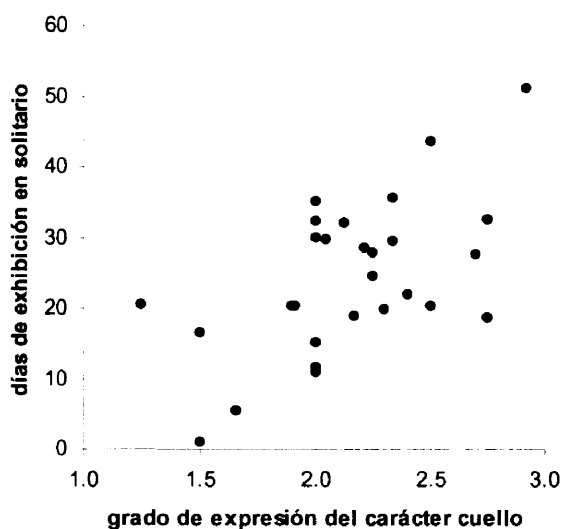


Figura 5.13. Relación entre grado de expresión del carácter *cuello* de un macho y número de días que pasó exhibiéndose en solitario a lo largo de la estación reproductiva. La correlación fue significativa con cuello ($r=0.606$ $p<0.001$ $n=30$), pero no con barbas ($r=0.276$ $p=0.140$ $n=30$).

Éxito reproductivo relativo de los machos de un mismo lek

Ordenando los machos marcados dentro de cada uno de los tres leks estudiados más intensivamente según su valor de *rango fenotípico*, es decir, comparando las *categorías de cuello y barbas* de cada uno de ellos y ordenándolos de mayor a menor valor de rango de acuerdo a estos dos caracteres fenotípicos, también se observó que el periodo de exhibición en solitario se iniciaba en una fecha más temprana y duraba más días en los machos de rango fenotípico superior que en los de rango inferior (Fig 5.14, test Kruskal-Wallis, $X^2=12.44$, g.l.= 5, $p=0.029$). Los machos de mayor rango fenotípico obtuvieron mayores tasas de cópula, tanto en cada lek por separado ($r_s=1.0$, $p<0.001$ en Salamanca-Valdetorres y Camarma, n.s. en Ribatejada-Valdetorres), como para la media de los valores de rango de 12 individuos seguidos durante cuatro años en esos 3 leks (Fig 5.15)

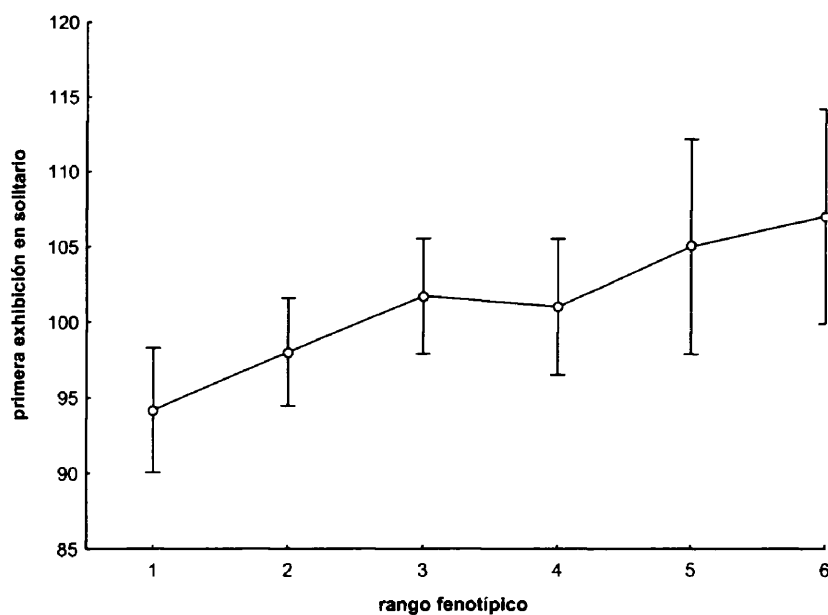


Figura 5.14. Variación de la fecha media de primera exhibición en solitario de los machos, según su *rango fenotípico* (ver definición en el texto) comparado con el de otros marcados de su mismo lek. Datos de los 3 leks estudiados más intensivamente (Ribatejada-Valdetorres, 5 machos; Salamanca-Valdetorres, 7 machos; y Camarma, 7 machos). Se representan las fechas medias para cada macho durante el periodo de estudio (1998-2001) y sus intervalos de confianza del 95%. La variación fue significativa (test Kruskal-Wallis, $X^2=12.44$, g.l.= 5, $p=0.029$).

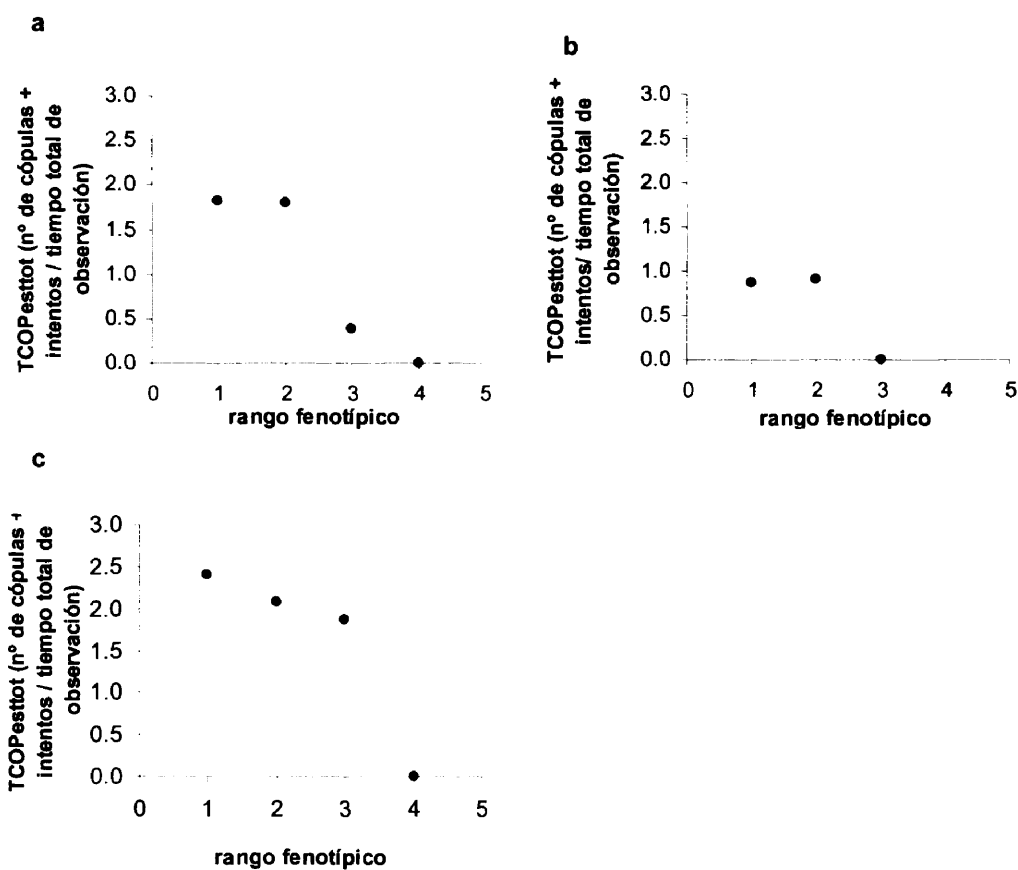


Figura 5.15. Variación de la tasa de cópula con el *rango fenotípico medio* asignado a cada macho, dentro de su lek, para la media de los 4 años de estudio: (a) lek de Talamanca-Valdetorres, (b) lek de Ribatejada-Valdetorres, (c) lek de Camarma.

Discusión

Frecuencia de cópulas

Aunque la frecuencia de cópulas observadas fue aparentemente baja (0.08 cópulas cada 10 h de observación), resultó similar a la registrada en un estudio anterior llevado a cabo con metodología similar en Villafáfila (Morales, 2000), 0.05 cópulas / 10 h). Aunque existen observaciones esporádicas de cortejo en noches de plenilunio (Gewalt, 1959; también en la Avutarda India, Ali y Rahmani, 1984), diversos autores coinciden en señalar que la máxima frecuencia de cópulas ocurre a primera hora de la mañana, o distribuidos en picos de mañana y de tarde (Gewalt, 1959; Hidalgo y Carranza 1990; Hellmich, 1991; Morales, 2000, presente estudio). La posibilidad de que una cantidad significativa de cópulas hubiesen tenido lugar de noche queda descartada tras varias observaciones con visor nocturno (obs. propias). Con el fin de evaluar si la cantidad de cópulas observada sería suficiente para fecundar a todas las hembras sexualmente

maduras de la población, se estimó la cantidad de cópulas y de intentos de cópula que se producirían en una primavera en la población de avutardas de Madrid, combinando nuestros datos de censos con los de seguimiento de individuos marcados. Para ello extrapolamos los intentos de cópula (42), y cópulas consumadas (4), vistos a lo largo de 509 horas de observación, a los 49 días que comprenden las 7 semanas en las que se produce el periodo principal de copulas, considerando que cada día tiene un periodo de actividad de unas 10 horas, y que sólo el 45% de los machos > 4 años realizan cópulas o intentos. Aplicando estos cálculos a los 301 machos adultos censados en la primavera de 2000, obtuvimos una estima de 5493 intentos de cópula, de los cuales 523 serían cópulas consumadas. Esta última cifra es solamente algo menor que las 800 hembras mayores de 2 años (edad de primera reproducción, ver capítulo 7) estimadas en la población a partir de nuestro censo de 864 hembras totales (una vez deducidas las de 1 y 2 años, basándonos en datos propios de productividad del año anterior y mortalidad). Estos cálculos sugieren que la frecuencia de cópulas efectivas registrada durante nuestras observaciones pudo ser algo inferior, aunque similar a la que debe tener lugar realmente en la población, ya que, asumiendo que cada hembra sólo necesita copular una vez -lo que parece frecuente en Tetraónidas que se reproducen en leks (Birkhead et al., 1987)-, sería suficiente para fecundar al 65% de las hembras maduras. Nuestra cantidad estimada de intentos fue unas 6 veces superior a la de las hembras maduras.

Fenología del proceso de explosión del lek y éxito reproductivo individual de los machos

En el capítulo 2 se describen las generalidades del proceso de explosión del lek. En el presente capítulo se describen por primera vez las relaciones entre las características individuales de cada macho y dicho proceso de explosión, lo que contribuye a comprender mejor el significado evolutivo del mismo.

Casi un 80% de las cópulas, incluyendo los intentos, sucedieron entre la segunda y la cuarta semanas de abril, coincidiendo con el periodo de mínimo valor de tamaño medio de bando de los machos adultos -mayores de cuatro años-. Aunque las cópulas demasiado prematuras deben estar penalizadas por una mayor probabilidad de pérdida de la puesta por una meteorología adversa, el adelanto en la fecha debe haber resultado favorecido evolutivamente por la mayor supervivencia de los pollos nacidos en fechas tempranas (Martín et al., 2007). De hecho, las hembras de mayor edad tendieron a nidificar antes y, aunque no disponemos de suficiente muestra de cópulas de marcadas, presumiblemente las de más edad también copularon antes (ver capítulo 7). Las cópulas siguieron prolongándose a baja tasa a lo largo de mayo, mes en el que es posible que algunas hembras que han perdido la puesta requieran nuevas cópulas para realizar puestas de reposición (capítulo 7). También en esa fecha tienen lugar cópulas con hembras más jóvenes, que suelen nidificar más tarde. En nuestra zona de estudio aproximadamente un 15% de las hembras marcadas permanecieron agrupadas en bando a finales de mayo. Estas hembras fueron fundamentalmente individuos inmaduros, más algunos adultos que han perdido su primera puesta y no reponen (capítulo 7).

En concreto, el número máximo de cópulas se alcanzó en la semana en la que se observó un mayor porcentaje de individuos solitarios (3ª semana de abril) y, más precisamente, las fechas medias de cópulas y máxima cantidad de machos exhibiéndose

en solitario tras la explosión del lek coincidieron exactamente en el 18 de abril (con sólo 4 días de diferencia entre años extremos). Esta coincidencia en ambas fechas sugiere como principal función de la *explosión* del lek la de facilitar el proceso de cópula, que probablemente sería mucho más difícil si los machos no se encuentran a cierta distancia unos de otros, ya que las interrupciones de cópula aumentarían (ver capítulo 6).

En cuanto a la participación de cada macho en el proceso, en este estudio describimos cómo los machos de mayor edad avanzaron su fecha de primera exhibición en solitario, adelantándose al resto de machos del lek, y alargando respecto a ellos el número total de días de exhibición, lo que seguramente contribuyó significativamente a facilitar su mayor éxito de cópula. Estas correlaciones no se encontraron con las variables peso e índice de condición corporal. En concordancia con estos resultados, sólo el grado de expresión del carácter sexual *cuello* –mejor indicador de edad- mostró correlación con ambas variables, fecha de primera exhibición en solitario y duración del periodo de exhibición en solitario, mientras que el grado de expresión del carácter sexual *barbas* –mejor indicador de peso- no mostró dichas correlaciones. La primera fecha en la que se observó un macho exhibiéndose en solitario fue el 23 de marzo, en dos machos de, respectivamente, 8 y 9 años (Fig. 5.5.c), coincidiendo con las primeras cópulas y casi un mes antes de la fecha media de cópula (Fig. 5.1). Por su parte, los machos de 3 y 4 años que realizaron exhibición en solitario lo hicieron aprovechando el periodo de mayor frecuencia de cópulas, probablemente como forma de maximizar su escasa probabilidad de conseguir fecundar alguna hembra.

Estas relaciones entre edad -uno de los factores más determinantes del éxito reproductivo en los machos-, fecha de primera exhibición en solitario, éxito reproductivo, y fenología de cópulas contribuyen a comprender cómo puede haber evolucionado el lek explotado o disperso, y, quizá, a explicar parte de las diferencias en el sistema reproductivo de la Avutarda atribuidas por otros autores a diferencias de hábitat o poblacionales (Sterbetz, 1981; Carranza et al., 1989; Johnsgard, 1991). La separación de un macho determinado de su bando no debe resultar sencilla para cualquier individuo. En numerosas ocasiones hemos comprobado cómo un individuo que se aísla temporalmente de su grupo es rápidamente ‘absorbido’ por éste, especialmente al comienzo de la fase de explosión. Siguiendo la iniciativa de uno o pocos machos del grupo, todo él se dirige a la carrera al solitario y, tras una escaramuza que incluye persecuciones y peleas, acaba normalmente por reincorporar al solitario al bando. Ello sugiere que el proceso de separación debe estar regulado por una fuerte competencia intrasexual, y la correlación entre adelanto en la fecha de primera exhibición en solitario y edad apunta a que el privilegio de ser aceptado por el resto de individuos como primer macho solitario debe estar reservado a los de mayor rango en la jerarquía del grupo.

Un patrón similar al estacional se observó a lo largo del día. Durante el periodo de máxima actividad sexual de la mañana el tamaño de bando fue mínimo, con la mayor parte de los machos adultos del lek realizando exhibición en solitario, separados entre sí por una distancia media de 265 m. Posteriormente los machos del lek se agruparon en uno o más bandos, dependiendo del tamaño del lek, para comer y descansar en las horas centrales del día. Pero lo más notable es

En conclusión, nuestros datos sugieren que entre los mecanismos que utilizan los machos de Avutarda para aumentar su éxito reproductivo figura un aumento de los periodos estacional y diario que pasan exhibiéndose en solitario, y que fueron los machos de mayor edad, no los de mayor peso ni mejor estado físico, los que utilizaron dicho mecanismo.

Diferencias interindividuales en el éxito de cópula en los machos: influencia de la edad y del estado físico

En nuestro estudio sólo un 45% de los machos protagonizaron algún intento de cópula, un 13% acaparó la mitad de dichos intentos o cópulas, y sólo observamos cópulas que llegaron a consumarse en 3 machos de un total de 31 marcados (9.7%). Estos valores sitúan a la Avutarda Común entre las especies con mayor sesgo interindividual en el éxito de cópula y, en concreto, entre las que se reproducen en leks. En efecto, estudios comparativos anteriores han mostrado que la variación interindividual en el éxito de cópula de los machos es mucho mayor en especies poligínicas que en las monógamas – en las que, en general, la mayor parte de los machos maduros son capaces de aparearse con alguna hembra-, y particularmente elevada en el caso de especies que se reproducen mediante leks, en las que el 10-20% de los machos frecuentemente obtienen el 70-80% de las cópulas (revisiones en Halliday, 1983; Andersson, 1994; Johnsgard, 1994; Höglund y Alatalo, 1995).

Nuestros resultados sugieren que edad y peso –o índice de condición corporal– son importantes en la determinación de esta variabilidad en el éxito reproductivo de los machos en la Avutarda. Valores crecientes de cada una de estas dos variables determinaron, independientemente una de la otra, incrementos en el éxito de cópula. La influencia positiva de la edad se corresponde con la correlación positiva observada entre edad y diversos parámetros de comportamiento indicadores de una mayor actividad de exhibición sexual: los machos de mayor edad se independizaron del bando de machos de primavera en una fecha más temprana, y su periodo de exhibición en solitario fue más prolongado, tanto en número de días que pasan alejados de otros machos a lo largo de la estación reproductiva, como en tiempo diario invertido en exhibición sexual. Éste último se logró mediante una mayor frecuencia de ruedas, así como una mayor duración media de las mismas. La relación positiva de todas estas variables con éxito de cópula permite comprender cómo esos machos, gracias a su mayor inversión en exhibición sexual, alcanzarían un mayor éxito de cópula. Durante la rueda es precisamente cuando un macho ofrece a las hembras más información acerca de sus características fenotípicas y calidad genética, al hacer más visibles no sólo sus caracteres sexuales secundarios *barbas* –que aparecen como estructuras sobresalientes hacia arriba- y *cuello* –cuya coloración es más visible, y cuyo tamaño aumenta al máximo, al inflarse el saco gular-. Aunque la regresión múltiple no mostró efecto significativo de edad o índice de condición corporal sobre la cantidad de hembras que un macho era capaz de atraer, esta última variable sí se correlacionó positivamente con el éxito de cópula.

La preferencia que muestran las hembras de Avutarda por machos de edad más avanzada coincide con el patrón observado en algunas otras especies (Andersson, 1994; Johnsgard, 1994; Kokko, 1998; Brooks y Kemp, 2001) y apoya la hipótesis de que en la elección de pareja por parte de las hembras podría intervenir algún mecanismo

indicador de calidad del macho basado en la edad de éste (Manning, 1985; Manning, 1989; Kokko y Lindstrom, 1996; Kokko, 1998). Durante su exhibición sexual, el macho muestra tanto sus caracteres sexuales como el gasto energético que es capaz de realizar alargando sus periodos de exhibición sexual, por lo que podría ser una combinación de ambas cosas, señales de comportamiento y expresión de caracteres, lo que le permita a las hembras distinguir cuál de los machos es el que posee mejores genes para su descendencia.

En el caso del peso (y, más concretamente, el índice de condición corporal), en nuestro estudio no encontramos variables asociadas al mismo que permitan comprender mediante qué mecanismos de comportamiento los machos con mejor condición física, una vez controlado el efecto de la edad (y el del tamaño, mediante la utilización del índice de condición corporal), obtienen un mayor éxito de cópula. Al contrario de lo que cabría esperar, no hubo correlación parcial significativa entre índice de condición corporal del individuo y duración media de rueda o porcentaje de tiempo diario en rueda (ni siquiera utilizando sólo datos del primer año, en el que se midió el peso, (Tabla 5.3), aunque sí fue significativa la correlación simple de estas dos variables de esfuerzo de exhibición con el grado de expresión del carácter sexual *barbas* (Tabla 5.2), que se midió como media de los varios años de seguimiento y que, como hemos visto en el capítulo 3, es un buen indicador del peso. Ello sugiere que el efecto principal de dichas correlaciones puede ser debido a la edad, y que una vez controlado dicho efecto, el efecto parcial debido al peso podría ser insignificante. El efecto parcial de peso sólo mostró correlación negativa con el número de ruedas, lo que indica que, para una edad constante, los machos de menor peso -y peor condición corporal- hacen más ruedas, aunque el porcentaje de tiempo invertido en exhibición a lo largo de un día no varió significativamente con el peso.

Es muy probable que, tanto el peso como la edad de un macho puedan ser estimados por las hembras directamente a través de los caracteres sexuales secundarios del mismo, por lo que quizá no sería necesario expresar su magnitud mediante mecanismos de comportamiento, como la duración de las ruedas. En efecto, en el capítulo 3 se sugirió que las *barbas* eran un buen indicador del peso para machos rivales durante la fase de competencia intrasexual previa a la reproducción, y, debido a que dichas plumas continúan creciendo hasta la fase de cópulas en mayor medida en los machos más pesados y en los de edad más avanzada, también serían buenas indicadoras del peso y, junto con el diseño del cuello, de la edad para las hembras durante esta fase de cópulas en abril. Así pues, si el carácter *barbas* es fiable, los machos de mayor peso no necesitarían realmente realizar una mayor inversión en exhibición sexual para ser seleccionados por las hembras.

Por otra parte, aunque es cierto que el peso medio de los machos sigue aumentando entre febrero y abril (en torno a un 20%, ver capítulo 1), es muy probable que el beneficio relativo que proporciona un peso elevado sea menor durante la fase de cópulas en abril que durante la fase de combates entre machos a finales del invierno. En otras palabras, la selección sexual habría favorecido la adquisición de pesos elevados lo más temprano posible en la estación, sobre todo por su beneficio durante los combates entre machos rivales de un determinado lek, tras los cuales cada macho podría mantener el estatus adquirido en ese lek, así como la diferencia de peso alcanzada respecto a los demás machos del mismo, hasta la fase de cópulas unos meses después. En efecto, no

sólo en el conjunto de la muestra de marcados, sino también en cada uno de los tres leks principales por separado, se observó que los machos de mayor grado de expresión de sus caracteres sexuales secundarios (barbas y cuello) tendieron a mostrar un mayor éxito reproductivo.

Hay datos que apoyan esta idea de que los pesos relativos de los distintos machos de un lek se deben mantener, en general, a lo largo de toda la estación reproductiva. En primer lugar, las correlaciones positivas que hemos encontrado, por una parte, entre peso y desarrollo de las barbas en febrero, y por otra, entre éste y el grado de expresión del carácter *barbas* en abril. En segundo lugar, aunque no disponemos de datos de evolución estacional del peso de individuos concretos en libertad, los únicos datos procedentes de un estudio en cautividad indican que los dos machos dominantes de un grupo de 8 individuos, que alcanzaron mayor peso en abril, ya mostraban el máximo peso durante la fase prerreproductiva en diciembre-febrero (Carranza y Hidalgo, 1993). Los dos machos descritos conservaron su estatus y peso incluso hasta el segundo año de estudio. En libertad sabemos que, aunque lo normal es que los machos mantengan su estatus relativo en el lek de un año para otro, paralelamente a un progresivo aumento en el grado de expresión de sus caracteres sexuales secundarios, con cierta frecuencia –en nuestro estudio en un 8-20% de los casos- un individuo sufre disminuciones en dicho grado de expresión de sus caracteres sexuales, que están asociadas a disminuciones en sus tasas de exhibición sexual y de cópula (véase capítulo 3). Aunque no hemos podido pesar anualmente a esos machos, es probable que en esos años también su peso y condición física fuesen inferiores, pero en cualquier caso, serían reconocibles por las hembras a través de los caracteres sexuales secundarios. Estas disminuciones en la intensidad de exhibición sexual pueden estar determinadas por mermas en la condición corporal, causadas por infecciones parasitarias. El caso más llamativo fue el del macho Kn/A, que en su última primavera antes de morir mostró una tasa excepcionalmente elevada de agresiones recibidas de otros machos en la fase de competencia intrasexual prerreproductiva, así como una disminución en su tasa de ruedas de un 11% en fase de cópulas. Este macho no realizó ese año migración postreproductiva, al contrario de lo que había hecho los dos años anteriores, muriendo ese verano. En heces recogidas de este macho poco antes de su muerte se halló una gran carga de parásitos intestinales, lo que, junto a la ausencia de migración estival, sugiere un deficiente estado fisiológico causante de su baja tasa de exhibición. La elevada tasa de agresiones recibidas ese año en fase prerreproductiva reflejaría la efectividad de la competencia intrasexual como mecanismo de selección sexual.

Es muy probable que los caracteres sexuales secundarios indicadores de un mayor peso informen también sobre la capacidad de su portador para hacer frente a infecciones parasitarias, debido a la interrelación que existe entre expresión de caracteres sexuales –incluyendo comportamiento de exhibición sexual-, condición física, nivel hormonal y carga de parásitos (Hamilton y Zuk, 1982; Moller, 1990; Folstad y Karter, 1992; Zuk, 1992; Zuk, 1996; Hillgarth y Wingfield, 1997). Debido a dichas interrelaciones, al efecto inmunodepresor de la testosterona ((Folstad y Karter, 1992), y a los costos que representa mantener niveles elevados de dicha hormona (Wingfield et al., 2001) sólo los machos mejor preparados –mejor condición física, mayor peso- podrían desarrollar suficiente nivel de hormona –mayor grado de expresión de caracteres sexuales- sin sufrir las consecuencias de una excesiva carga de parásitos.

Seleccionado machos con mejor condición física, las hembras estarían menos expuestas a riesgo de transmisión de parásitos durante la cópula.

Por último, en otros capítulos describimos cómo los machos con menor grado de expresión de los caracteres sexuales, es decir, los de menor peso y/o menor edad, participaron en un mayor número de agresiones durante el periodo prerreproductivo (diciembre-marzo), probablemente tratando de ascender en la escala jerárquica (capítulo 4). Y que los machos de menor peso, y también aquellos con menor grado de expresión del carácter *barbas* –relacionadas, como sabemos, con el peso–, provocaron interrupciones de cópula con mayor frecuencia que otros machos durante la fase de apareamientos (abril), quizá como su mejor estrategia para rebajar el éxito de cópula de sus competidores e incrementar así sus propias posibilidades de atraer a alguna hembra víctima de dichas interrupciones (capítulo 6).

En conclusión, el éxito reproductivo de un macho estuvo asociado tanto a su edad como a su peso o condición física. Las hembras tendieron a elegir para el apareamiento a los machos de mayor edad y peso, caracteres que probablemente son buenos indicadores, en el primer caso, de la calidad genética y capacidad de supervivencia, y en el segundo, del estado de salud del individuo y, quizá, de su menor carga de parásitos. La asociación entre éxito reproductivo y grado de desarrollo de los caracteres sexuales más evidentes (color y diseño del cuello por un lado, y tamaño y cantidad de barbas por otro) sugiere que dichos caracteres pueden servir de indicadores fiables de edad y peso para las hembras durante dicho proceso de elección de pareja (ver también capítulo 3).

Bibliografía

- Ali, S. y Rahmani, A. R. 1984. Study of ecology of certain endangered species of wildlife and their habitats. The great Indian bustard. In: *Bombay Natural History Society Annual Report*.
- Alonso, J. C., Magaña, M., Martín, C. A., Palacín, C. y Alonso, J. A. 2006. Field determination of age in male Great Bustards (*Otis tarda*) in spring. *European Journal of Wildlife Research*, 52: 43-47.
- Alonso, J. C., Martín, E., Alonso, J. A. y Morales, M. B. 1998. Proximate and ultimate causes of natal dispersal in the great bustard *Otis tarda*. *Behavioral Ecology*, 9: 243-252.
- Andersson, M. 1986. Evolution of condition-dependent sex ornaments and mating preferences: Sexual selection based on viability differences. *Evolution and Development*, 40: 804-816.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press.
- Beck, C. y Powell, L. 2000. Evolution of female choice based on male age: Are older males better mates?. *Evolutionary Ecology Research*, 2: 107-118.
- Birkhead, T. R., Atkin, L. y Moller, A. P. 1987. Copulation behaviour of birds. *Behaviour*, 101: 101-138.
- Brooks, R. y Kemp, D. J. 2001. Can older males deliver the good genes? *Trends in Ecology & Evolution*, 16: 308-313.

- Brown, M. E. 1996. Assessing body condition in birds. *Current Ornithology*, 13: 67-135.
- Carranza, J. y Hidalgo, S. J. 1993. Condition-dependence and sex traits in the male great bustard. *Ethology*, 94: 187-200.
- Carranza, J., Hidalgo, S. J. y Ena, V. 1989. Mating system flexibility in the great bustard: a comparative study. *Bird Study*, 36: 192-198.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. y Albon, S. D. 1982. *Red Deer. Behavior and Ecology of Two Sexes*. Chicago: Chicago University Press
- Dunn, P. O., Whittingham, L. A. y Pitcher, T. E. 2001. Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution*, 55: 161-175.
- Fisher, R. 1930. On speciation. Sexual reproduction and sexual selection. In: *The Genetical Theory of Natural Selection*., pp. 123-131. Oxford: Clarendon Press.
- Fisher, R. A. 1915. The evolution of sexual preferences. *Eugen. Rev.*, 7: 184-192.
- Folstad, I. y Karter, A. J. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist*, 139: 603-622.
- Gewalt, W. 1959. *Die Grosstrappe*. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.
- Halliday, T. R. 1978. Sexual selection and mate choice. In: *Behavioural Ecology an Evolutionary Approach*. (Krebs, J. R. y Davies, N. B., Editores), pp. 180-213. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Halliday, T. R. 1983. The study of mate choice. In: *Mate choice*. (Bateson, P., Editor), pp. 3-32. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hamilton, W. D. y Zuk, M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?. *Science*, 218: 384-387.
- Hansen, T. F. y Price, D. K. 1995. Good genes and old age: do old mates provide superior genes?. *Journal of Evolutionary Biology*, 8: 759-778.
- Hellmich, J. 1991. La avutarda en Extremadura. Monografías de Alytes. Mérida: Adenex.
- Hidalgo, S. y Carranza, J. 1991. Timing, structure and functions of the courtship display in male great bustard. *Ornis Scandinavica*, 22: 360-366.
- Hidalgo, S. J. y Carranza, J. 1990. *Ecología y comportamiento de la Avutarda (Otis tarda L.)*. Cáceres: Universidad de Extremadura.
- Hillgarth, N. y Wingfield, J. C. 1997. Parasite-mediated sexual selection: endocrine aspects. In: *Host-Parasite Evolution. General Principles & Avian Models*. (Clayton, D. H. y Moore, J., Editores), pp. 78-104. Oxford: Oxford University Press.
- Höglund, J. y Alatalo, R. V. 1995. *Leks*. New Jersey: Princeton University Press.
- Johnsgard, P. A. 1991. *Bustards, hemipodes, and sandgrouse. Birds of dry places*. Oxford: Oxford University Press.
- Johnsgard, P. A. 1994. *Arena birds: sexual selection and behavior*. Washington and London: Smithsonian Institution Press.
- Kirkpatrick, M. y Ryan, M. J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350: 33-38.
- Kodric-Brown, A. y Brown, J. H. 1984. Truth in advertising: the kinds of traits favored by sexual selection. *American Naturalist*, 124: 309-323.
- Kokko, H. 1998. Good genes, old age and life-history trade-offs. *Evolutionary Ecology*, 12: 739-750.
- Kokko, H. y Lindstrom, J. 1996. Evolution of female preference for old mates. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 263: 1533-1538.

- Lande, R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic characters. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 78: 3721-3725.
- Manning, J. T. 1984. Males and the advantages of sex. *Journal of Theoretical Biology* 108: 215-220.
- Manning, J. T. 1985. Choosy females and correlates of male age. *Journal of Theoretical Biology*, 116: 349-354.
- Manning, J. T. 1989. Age-advertisement and the evolution of the peacock's train. *Journal of Evolutionary Biology*, 2: 379-384.
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. y Martín, B. 2007. Sex-biased juvenile survival in a bird with extreme size dimorphism, the great bustard *Otis tarda*. *Journal of Avian Biology*, en prensa.
- Martin, P. y Bateson, P. 1993. *Measuring Behaviour. An introductory guide* (2ª edición) Cambridge: Cambridge University Press.
- McDonald, D. B. 1989. Cooperation under sexual selection: age-graded changes in a lekking bird. *American Naturalist*, 134: 709-730.
- Moller, A. P. 1990. Parasites and Sexual Selection - Current Status of the Hamilton and Zuk Hypothesis. *Journal of Evolutionary Biology*, 3: 319-328.
- Morales, M. B. 2000. Ecología reproductiva y movimientos estacionales en la avutarda (*Otis tarda*). Universidad Complutense. Madrid. Tesis doctoral
- Morales, M. B., Alonso, J. C., Martín, C., Martín, E. y Alonso, J. A. 2003. Male sexual display and attractiveness in the great bustard *Otis tarda*: the role of body condition. *Journal of Ethology*, 21: 51-56.
- Pomiankowski, A. y Iwasa, Y. 1998. Runaway ornament diversity caused by Fisherian sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95: 5106-5111.
- Proulx, S. R., Day, T. y Rowe, L. 2002. Older males signal more reliably. *Proceedings of the Royal Society*, 269: 2291-2299.
- Searcy, W. A. 1979. Male characteristics and pairing success in red-winged blackbirds. *Auk*, 96: 353-363.
2001. STATISTICA (data analysis software system), version 6. .
- Sterbetz, I. 1981. Comparative investigation into the reproduction behaviour of monogamous, polygamous and unmated great bustard populations in south-east Hungary. *Aquila*, 87: 31-47.
- Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. In: *Sexual selection and the descent of man* (Campbell, B., Editor), pp. 136-179. Chicago: Aldine.
- Weatherhead, P. J. 1984. Mate choice in avian polygyny: why do females prefer older males? *American Naturalist*, 123: 873-875.
- Weatherhead, P. J. y Robertson, R. J. 1979. Offspring quality and the polygyny threshold: 'the sexy son hypothesis'. *American Naturalist*, 113: 201-208.
- Williams, C. G. 1966. *Adaptation and natural selection: a critique of some current thought*. New Jersey: Princeton University Press
- Wingfield, J. C., Lynn, S. E. y Soma, K. K. 2001. Avoiding the 'costs' of testosterone: Ecological bases of hormonebehavior interactions. *Brain Behavior and Evolution*, 57: 239-251.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection, a selection for a handicap *Journal Biology*, 53: 205-214.
- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal Biology*, 67: 603-605.

- Zuk, M. 1992. The Role of Parasites in Sexual Selection - Current Evidence and Future-Directions. . *Advances in the Study of Behavior*, 21: 39-68.
- Zuk, M. 1996. Disease, endocrine-immune interactions, and sexual selection. *Ecology*, 77: 1037-1042.

6. Interacciones agresivas entre machos en fase de cópula

Introducción

La agregación de los machos para la exhibición y apareamiento en especies con sistema de reproducción tipo lek generalmente está asociada a comportamientos de interrupción del proceso de cortejo precopulatorio de un macho a una hembra por parte de otros machos vecinos, que provocan así una disminución del éxito reproductivo del macho afectado, al producir un incremento en la cantidad de tiempo y energía que éste necesita para completar el proceso de cópula, pudiendo incluso provocar una modificación de la decisión de la hembra a favor del macho intruso (Foster, 1983; Borgia, 1985; Trail, 1985; Mateos y Carranza, 1999). Aunque en la mayoría de estas especies existen jerarquías de dominancia previamente establecidas en la fase anterior a la de apareamiento, y se trata de especies que defienden pequeños territorios dentro del lek, las interferencias e interrupciones de cópula entre machos vecinos han sido constatadas para muchas de ellas (Hogan-Warburg, 1966; Kruijt y Hogan-Warburg, 1967; Hartzler, 1972; Wiley, 1973; Lill, 1974; Lill, 1976; Foster, 1983; Trail, 1985; Nefdt, 1995; Saether et al., 1999). La frecuencia de estas interrupciones de cópula obtenida para algunas de estas especies oscila entre el 1% y el 26% del total de intentos de cópula (revisión en Bradbury y Gibson, 1983). Se trata, por tanto, de un mecanismo potencialmente eficaz de competencia sexual, al modificar la tasa de cópula de los machos, y afectar a la selección de pareja por parte de las hembras. Sin embargo, las evidencias aportadas por distintos estudios sugieren que este comportamiento juega un papel relativamente poco importante en dicho proceso de selección de pareja, ya que no se han encontrado datos que indiquen que las interrupciones se distribuyen entre los distintos machos del lek diferencialmente según su estatus (Bradbury y Gibson, 1983; Saether et al., 1999).

El comportamiento de interrupción de cópula no ha sido estudiado en la Avutarda. En esta especie, a pesar de exhibirse en áreas dispersas y no defender en general territorios, a menudo los intentos de cópula -incluyendo las fases de exhibición inmediatamente previas a los mismos- de determinados machos fueron interrumpidos por otros machos cercanos, que se aproximaban a su víctima en el momento de máxima intensidad de exhibición o de cortejo a una hembra. En este capítulo describimos este comportamiento, aportando evidencias que sugieren la existencia de sesgo en la distribución de interferencias e interrupciones de cópula, según el estatus de los machos del lek.

Métodos

Las interacciones agresivas durante el proceso de cortejo se registraron a lo largo de un total de 267 horas de exhibición en solitario de los 31 machos marcados. Dichas interacciones fueron clasificadas en los siguientes 4 tipos: *intimidación*: un macho, o grupo de machos, intimidó al macho que realizaba el cortejo, sin contacto físico, caminando hacia él con el cuello en posición oblicua respecto a la horizontal; *desplazamiento*: un macho, o grupo de machos, realizó una carrera o vuelo de acercamiento hasta la zona donde se estaba exhibiendo un macho solitario, provocando la huida de este último, que se alejó de la zona, caminando o volando; *duelo*: Tuvo lugar generalmente entre dos machos (aunque a veces participaron tres o incluso cuatro) situados en posición amenazante uno frente a otro, manteniéndose ambos con los cuellos erguidos y picos enfrentados; en un momento dado, uno de los dos lanzaba ataques con su pico al la cara del otro, pudiendo producirle heridas de cierta consideración; en otras ocasiones el agredido repelía el ataque, enganchándose ambos con sus picos, y pudiendo permanecer así más de una hora; *interrupción de cópula*: un macho, o grupo de machos, interrumpió el intento de cópula de otro macho en el momento inmediatamente anterior a su consumación.

En el momento previo a la interacción se anotaron las distancias ($<$ ó >100 m) a la que se encontraban el macho o grupo de machos y la hembra o grupo de hembras más cercanos al macho focal marcado. Posteriormente se detallaron el tipo de interacciones ocurridas para cada individuo y se clasificaron en ganadas o perdidas, en función del resultado obtenido por el macho marcado focal en dicha interacción.

Las tasas de agresiones en las que se vieron involucrados los machos, y la proporción de ganadas o perdidas, y de intentos de cópula de otros que ellos interrumpieron, o de intentos propios interrumpidos por otros, fueron correlacionadas (r de Spearman) con varios indicadores del estatus del macho: edad, peso (en el año de captura, generalmente el primero de seguimiento, salvo algún caso en que la captura fue un año antes), grado de expresión de los caracteres sexuales secundarios *barbas* y *cuello* (indicadores, respectivamente, de peso y edad, ver capítulo 3), y tasa de cópula (n° de cópulas o intentos de cópula cada 10 h, ver capítulo 5).

Resultados

Se registraron un total de 53 interacciones del macho focal con otro macho o grupo de machos. De éstas, 17 fueron *intimidaciones*, 19 *desplazamientos*, 4 *duelos* y 13 *interrupciones de cópula*. En promedio, el tiempo empleado en agresiones representó un 2.6% del balance de actividades de un macho y un 19.2% del tiempo empleado en cópula o intento de cópula. Las interrupciones de cópula representaron una fracción significativa del total de interacciones registradas (25%). Dado que se observaron 4 cópulas y 42 intentos de cópula en los 31 machos focales estudiados (ver capítulo 5), la tasa media de interrupción de cópula fue de un 28.3%.

La interacción estuvo asociada a la presencia de hembras en el entorno cercano ($a < 100$ m) del macho solitario (49 de los 53 casos) ($X^2 = 10.95$, $p < 0.001$). Asimismo,

en 44 de los 53 casos el macho focal se encontraba cerca ($a < 100$ m) de otros machos del lek.

La presencia de interacciones también estuvo asociada al éxito de cópula, ya que 12 de los 14 machos con éxito de cópula -aquellos en los que observamos al menos alguna cópula o intento- se vieron implicados en estas interacciones, frente a sólo 6 de los 17 machos sin éxito de cópula ($X^2 = 8.02$, $p = 0.005$). En total, sólo se registraron interacciones con otros machos en 18 de los 31 machos estudiados durante la fase de cópulas.

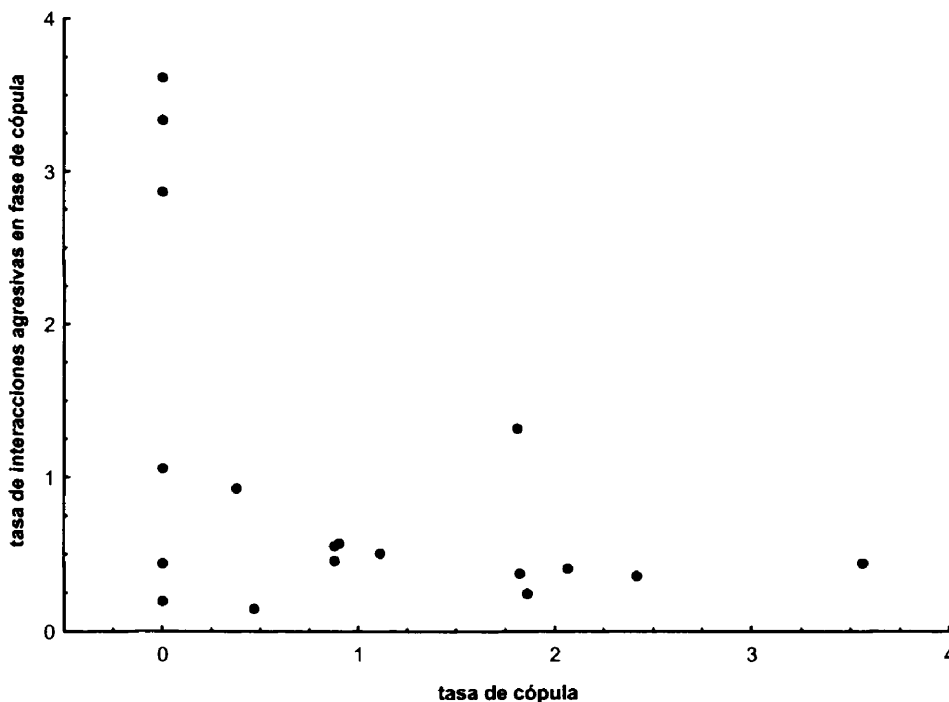


Figura 6.1. Tasa de interacciones agresivas de un macho en relación con su tasa de cópula

En la muestra de los 18 machos que mostraron alguna interacción, se encontraron algunas correlaciones significativas entre tasa de interacción y varios indicadores del estatus del macho. Concretamente, los machos que se vieron implicados en un menor número de interacciones totales con otros machos fueron los de edad más avanzada, los que obtuvieron un mayor éxito de cópula y los que presentaron una mayor expresión del carácter sexual secundario *cuello* (respectivamente, $r_s = -0.61$, $p=0.007$, $r_s = -0.47$, $p=0.05$, y $r_s = -0.46$, $p=0.05$, $n=18$).

Analizando estas correlaciones separadamente para las muestras de machos ganadores y perdedores de las agresiones, y para los que interrumpieron cópula o fueron interrumpidos, se observó que los machos con menor expresión del carácter *cuello* se involucraron en agresiones con una mayor frecuencia ($r_s = -0.46$, $p=0.05$, $n=18$), aunque tendieron a ser perdedores ($r_s = -0.51$, $p=0.03$, $n=18$), y los de menor peso, y también

con menor grado de expresión del carácter *barbas*, provocaron interrupciones de cópula de otros machos con una mayor frecuencia (respectivamente, $r_s = -0.54$, $p = 0.02$, y $r_s = -0.49$, $p = 0.04$, $n = 18$).

Discusión

El tiempo invertido en interacciones agresivas entre machos de Avutarda fue relativamente importante. Algunas de estas agresiones, además de suponer un elevado consumo de tiempo y energía, representaron un riesgo de lesión para los contendientes, que en el caso de los duelos, pueden infligirse serios daños en la cara, zona a la que dirigen fundamentalmente los ataques con sus picos. Las agresiones generalmente se produjeron en presencia de hembras cercanas, es decir, cuando era más probable que uno de los machos involucrados en la agresión pudiese tener acceso a una de esas hembras. Finalmente, fue elevada la proporción de intentos de cópula frustrados -casi uno de cada tres- por la intervención de un macho cercano. Estos resultados sugieren que el comportamiento de interrupción del proceso de cópula, bien en los momentos inmediatamente anteriores al acercamiento definitivo de una hembra al macho en exhibición, bien justo antes de la consumación de la misma, es un mecanismo útil de competencia intrasexual entre los machos del lek.

Un 25% de estas interacciones tuvo como objetivo impedir la cópula y el 75% restante a disminuir el posible éxito de un macho exhibiéndose en las cercanías de un grupo de hembras. Dentro de este 75% de interacciones que interrumpieron el proceso de exhibición del macho, la más frecuente fue el desplazamiento del macho agredido del lugar donde estaba exhibiéndose, con el fin probablemente de alejarlo de las cercanías de esas hembras.

Las agresiones entre machos son un fenómeno común en especies que se reproducen en leks, en los que los machos se encuentran agregados en un espacio relativamente reducido, y las cópulas se producen a pocas decenas de metros unas de otras. Aunque en estas especies generalmente existe un rango jerárquico establecido ya antes de la fase de cópula (ver capítulo 4), en muchas de ellas se han observado interferencias entre machos del lek durante dicha fase (Foster, 1983; Trail, 1985). En algunas de estas especies el porcentaje de cópulas interrumpidas fue bastante elevado -26% en *Pipra erythrocephala* (Lill, 1976), 32% en *Gallinago media* (Saether et al., 1999), 18% en *Kobus leche kafuensis* (Nefdt, 1995)-. Sin embargo, en la mayoría de las especies estudiadas no se ha podido constatar que las interrupciones del proceso de cópula se distribuyan de forma diferente entre machos con alto o bajo rango dentro del lek, por lo que la evidencia de que sirvan para modificar la selección de pareja por parte de la hembra, y, por tanto, como mecanismos de selección sexual, quedaría en entredicho (Hartzler, 1972; Wiley, 1973; Lill, 1976; Bradbury y Gibson, 1983; Saether et al., 1999).

Salvo los duelos, que representaron una fracción relativamente poco importante numéricamente del total de interacciones, el resto de interacciones no llegaron a provocar contacto físico entre los machos implicados, por lo que deben significar un coste no demasiado elevado para el macho atacante, quien, sin embargo, puede obtener un doble beneficio: por una parte, la reducción del éxito de cópula de su víctima, y por

otra, el aumento en su propia tasa de cópula, al poder acceder a alguna de las hembras que habían sido atraídas por el macho atacado. Aunque no pudimos comprobar ninguno de estos supuestos, al no estar marcados individualmente todos los individuos implicados, lo que impidió que pudiésemos asegurar qué ocurrió a medio-largo plazo tras la interacción, sí podemos afirmar que en ningún caso se produjo cópula inmediatamente después de una interacción, ni por parte del atacante, ni de su víctima. Es probable, por tanto, que el comportamiento de interrupción contribuya más a reducir el éxito reproductivo de los machos atacados que a aumentar el de los atacantes.

Nuestros resultados indican que los machos de mayor edad (y mayor expresión del carácter *diseño del cuello*, indicador sobre todo de edad, aunque también de peso) no se dedicaron a agredir a otros a lo largo del periodo de cópulas, probablemente debido a que consiguieron un éxito de cópula suficiente mediante la exhibición de sus caracteres sexuales (el *cuello* es sólo uno de ellos). Los machos de menor edad fueron más proclives a agredir a otros machos, pero tendieron a perder dichas agresiones. Además, los machos de menor peso (y *barbas*, indicador sobre todo de peso) interrumpieron más cópulas, probablemente tratando así de rebajar el éxito de cópula de sus competidores, o, lo que según nuestras observaciones fue menos frecuente, lograr atraer a alguna de las hembras víctimas de dichas interrupciones.

Los resultados de nuestro estudio sugieren que la mejor estrategia de los machos subdominantes es tratar de impedir las cópulas de los dominantes. Estos resultados no apoyan la hipótesis alternativa, la de que la mayor parte de las agresiones fuesen dirigidas por machos dominantes a otros de menor rango, con el fin de expulsarles de sus zonas de exhibición, lo que estaría de acuerdo con la ausencia de territorios de exhibición propiamente dichos en los leks en esta especie. En el capítulo 4 se vio que los machos con mayor grado de expresión de caracteres sexuales secundarios de un lek - es decir, probablemente los de mayor peso y/o edad, según lo visto en el capítulo 5-, participaron en un menor número de agresiones durante el periodo prerreproductivo (diciembre-marzo), y que los machos que mostraron mayores tasas de interacción agresiva en dicho periodo fueron aquellos que posteriormente, durante la fase de apareamiento en abril, tendrían un éxito de cópula nulo. En un estudio realizado sobre *Gallinago media* en fase de cópulas, la relación entre tasa de cópula y probabilidad de interacciones fue, al igual que en nuestro caso, inversa, aunque en dicho estudio la correlación fue sólo marginalmente significativa (Saether et al., 1999).

En conclusión, parece que tanto durante la fase de competencia entre machos por el rango (diciembre-marzo), como durante la fase de cópulas (abril), los machos subdominantes son los principales inductores de las interferencias, mecanismo que deben utilizar, en la primera de dichas fases, para tratar de ascender en la escala de rangos del lek, y en la segunda, principalmente para reducir el éxito reproductivo de los machos dominantes y, de esa forma, aumentar su propio éxito relativo.

Bibliografía

- Borgia, G. 1985. Bower destruction and sexual competition in the satin bowerbird (*Ptilonorhynchus violaceus*). *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 18: 91-100.
- Bradbury, J. W. y Gibson, R. M. 1983. Leks and mate choice. In: *Mate choice* (Bateson, P., Editor), pp. 109-138. Cambridge: Cambridge University Press
- Foster, M. S. 1983. Disruption, dispersion, and dominance in lek-breeding birds. *American Naturalist*, 122: 53-72.
- Hartzler, J. E. 1972. An analysis of Sage grouse lek behavior. University of Montana. Missoula, Montana.
- Hogan-Warburg, A. L. 1966. Social behaviour of the Ruff, *Philomachus pugnax* (L.). *Ardea* 54: 109-229.
- Kruijt, J. P. y Hogan-Warburg, J. A. 1967. Social behaviour on the lek in Black Grouse (*Lyrurus tetrix tetrix*). *Ardea*, 55: 203-240.
- Lill, A. 1974. Social organization and space utilization in the lek-forming white-bearded manakin, *M. manacus trinitatis*. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 36: 513-530.
- Lill, A. 1976. *Lek behavior in the golden-headed manakin (Pipra erythrocephala) in Trinidad (West Indies)*. Berlin/Hamburg: Paul Parey.
- Mateos, C. y Carranza, J. 1999. Effects of male dominance and courtship display on female choice in the ring-necked pheasant. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 45: 235-244
- Nefdt, R. J. C. 1995. Disruptions of matings, harassment and lek-breeding in Kafue lechwe antelope. *Animal Behaviour*, 49: 419-429.
- Saether, S. A., Fiske, P. y Kalas, J. A. 1999. Pushy males and choosy females: courtship disruption and mate choice in the lekking great snipe. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 266: 1227-1234.
- Trail, P. W. 1985. Courtship disruption modifies mate choice in a lek-breeding bird. *Science*, 227 778-780.
- Wiley, R. H. 1973. Territoriality and non-random mating in sage grouse, *Centrocercus urophasianus*. *Animal Behaviour*, 6: 85-169.

7. Comportamiento reproductivo de las hembras

Introducción

En especies poliginicas las diferencias interindividuales en el éxito reproductor de los machos suelen ser muy acentuadas, produciendo unos pocos machos la mayor parte de las crías, lo que se ha atribuido a la fuerte selección sexual que opera en dichas especies (Clutton-Brock, 1988; Andersson, 1994). En el caso de las hembras no suele haber tan marcadas diferencias entre individuos, y la mayoría de ellas se aparean cada año, si bien también existen diferencias interindividuales en su éxito reproductivo. Los factores que determinan dichas diferencias son diversos; por un lado, factores del entorno físico en el que vive la hembra, como la densidad de depredadores, las molestias de origen humano, las condiciones climáticas, la calidad del hábitat y la disponibilidad de alimento, y por otro, características individuales como la edad de la hembra y su experiencia previa, (Lack, 1966; Cody, 1971; Newton, 1989).

Uno de los mecanismos que pueden contribuir a un mayor éxito en la cría es la fecha de puesta. En diversas especies se ha visto que las hembras de mayor edad generalmente realizan puestas más tempranas que las hembras de menor edad y experiencia (p.ej., Hamann y Cooke, 1987; ver revisiones en Clutton-Brock, 1988; Newton, 1989). La puesta temprana ofrece ventajas como la mayor supervivencia de los pollos y la posibilidad de generar una segunda puesta en caso de pérdida de la primera. Por otra parte, las hembras de mayor edad y experiencia tienen un conocimiento previo de las características de la zona donde ya han nidificado en años anteriores, así como de sus depredadores.

En la Avutarda el éxito reproductivo de las hembras ha sido poco estudiado. Ena et al. (1987) realizaron un estudio sobre la población de Villafáfila en una única temporada reproductiva, y Alonso & Alonso (1990) publicaron datos de productividad de varias poblaciones españolas. Más recientemente, se realizó el primer estudio basado en el seguimiento a lo largo de varios años de una muestra de hembras marcadas individualmente en la población de Villafáfila (Morales, 2000; Morales et al., 2002). Los resultados indicaron mayor éxito en las hembras de más edad. Sin embargo, tanto en dicho estudio, como en anteriores publicaciones, el éxito reproductivo se midió sólo mediante la tasa de supervivencia de los pollos en el mes de septiembre, mes a partir del cual la mortalidad de los pollos se reduce considerablemente con respecto a las primeras semanas de vida (Martín, 2001), sin analizar en detalle la fenología de cría, o el éxito de las diferentes fases del proceso de cría –decisión de realizar o no la puesta, incubación, crianza de pollos- ni la relación de dichos aspectos con la edad de las hembras.

Otros aspectos que no han sido estudiados en la Avutarda son la distribución espacial de los nidos, y la selección del hábitat de nidificación. En la mayoría de las especies con sistema reproductor tipo lek, las hembras fecundadas permanecen en las

inmediaciones del lek para nidificar. En la Avutarda se ha sugerido que las hembras establecen los nidos dentro del área de lek o en sus cercanías (Morgado y Moreira, 2000), aunque observaciones propias han mostrado la presencia de nidos en zonas alejadas varios kilómetros de la influencia de cualquier lek.

En este capítulo se describen por primera vez, basándose en una amplia muestra de hembras marcadas, la fenología de la reproducción, el éxito de distintas fases del proceso de cría, y la distribución espacial de los nidos en relación al lek de cópula, analizándose las variaciones interanuales e interindividuales y el efecto de la edad de la hembra sobre parámetros reproductivos tales como fecha de puesta, puestas de reposición, éxito de incubación, y supervivencia de los pollos en julio y en septiembre. La selección del lugar de nidificación se estudia en un capítulo aparte (capítulo 8).

Métodos

Se estudiaron un total de 60 hembras entre los años 1998 y 2003, de las cuales 18 fueron capturadas de pollos, por lo que su edad y coordenadas de localización de nido materno eran conocidas, y 42 capturadas de adultas. Las hembras fueron localizadas semanalmente durante la estación reproductiva (marzo a julio, ambos inclusive) y mensualmente el resto del año. Las hembras adultas fueron capturadas con redes de cañón (ver *Metodología general*).

Localización de los nidos

Las localizaciones de los nidos fueron estimadas mediante triangulación por radio-telemetría entre finales de abril y primeros de mayo. Durante estos meses, cuando una hembra no era avistada durante el seguimiento, se realizaba una triangulación muy precisa llegando a localizarla a escala de parcela. Cuando estas localizaciones coincidían en la misma parcela en dos o más ocasiones consecutivas, considerábamos que la hembra estaba incubando en el nido. Una vez identificada la parcela de nidificación, nos aproximábamos lo más posible a la señal emitida por el emisor, procurando mantener una distancia prudencial para no levantar a la hembra, anotando las coordenadas UTM utilizando un GPS. Esta localización tan precisa y tan cerca del individuo sólo se realizaba una vez. Para reducir al mínimo las molestias generadas por nuestra presencia, los controles posteriores se hacían por triangulación desde lugares más alejados. Para evitar el riesgo de abandono del nido por la hembra, la aproximación a estos lugares se hizo a pie. En el caso de levantar a la hembra involuntariamente, el nido era verificado y apuntadas las coordenadas, lo más rápidamente posible, para después situarnos lejos y en un lugar alto de la zona, con el fin de observar si la hembra retornaba al nido, lo cual sucedió en todos los casos.

Los pollos de hembras marcadas que sobrevivieron hasta el mes de julio fueron también capturados y marcados. Se les tomaron datos biométricos y una muestra de sangre para análisis genético. Posteriormente fueron liberados en el mismo sitio de captura, donde la madre los recuperó en el 100% de los casos.

Para estudiar la relación existente entre el lek donde la hembra copuló y el lugar donde estableció el nido se clasificó a las hembras en *sedentarias* o *migradoras*, según la magnitud de sus desplazamientos de invernada, y en otras dos categorías, dependiendo de los desplazamientos realizados para establecer el nido tras la cópula: *nidificantes dentro o fuera del área de lek* (ver definición de *área de lek* en capítulo 2):

- Hembras *sedentarias*: a este grupo pertenecen todas aquellas hembras que permanecieron en las cercanías del área del lek durante todo el año. Dentro de este grupo están las hembras que, una vez han copulado, se distribuyen en las cercanías del lek para establecer el nido, en una zona cercana al centro del lek que no supera los 4 kilómetros de dispersión; estas hembras fueron consideradas *sedentarias que nidifican dentro de la zona de lek* (SND). Otro grupo de hembras sedentarias es el que se desplazan desde la zona de lek, a finales de primavera, a otros lugares denominados *zonas de cría* que están como máximo a 25-30 kilómetros. Estos lugares concentran a finales de primavera y verano a hembras solitarias que están incubando y que después formaran pequeños grupos familiares de hembras y pollos (caso de zonas como Uceda, en la provincia de Guadalajara, y de Paracuellos del Jarama, en Madrid). El resto del año no hay presencia de avutardas en estas zonas. Estas hembras fueron consideradas *sedentarias que nidifican fuera de la zona de lek* (SNF). Por último, hubo algunas hembras que nidificaron en lugares que podríamos considerar marginales respecto a la zona del lek, pero que no están incluidos en lo que consideramos *zona de lek*, ya que tales lugares no son ocupados por los machos durante la fase de exhibición sexual en primavera, pero sí están ocupados tanto por machos como por hembras el resto del año. En estos lugares es frecuente encontrar hembras incubando en mayo. En nuestro caso, las hembras que hemos clasificado dentro de este grupo no visitaron estos lugares el resto del año, ya que su dispersión del centro del lek no superó los tres kilómetros, mientras que en época de reproducción situaron los nidos en estos lugares marginales, desplazándose hasta una media de 6 km.
- Hembras *migradoras*: las que pasan el invierno fuera de la zona de lek

Se definió como lek de cópula aquél en el que fue vista la hembra durante el mes de abril en proximidad de un macho o grupo de machos haciendo la rueda, ya que fueron muy pocos los casos de observación de cópula de una hembra marcada. Para el cálculo de las coordenadas centrales del lek utilizamos dos medidas: *centro de lek 1* (centro geométrico de la localización de todos los individuos que forman el lek en el mes de abril cuando los machos adultos ya se han independizado del bando para exhibirse en solitario) y *centro de lek 2* (coordenada de centro del lek antes de la “explosión del lek”; es la media de las coordenadas del bando de machos del mes de marzo y la primera quincena de abril cuando hay más de un 30% de individuos todavía agrupados en bando. Posteriormente se calcularon las distancias lineales entre el nido y dichos centros de lek, definiéndose respectivamente como *distancia al lek 1* y *distancia al lek 2*. En el caso de las hembras pertenecientes a los leks de Ribatejada-Valdetorres, Talamanca-Valdetorres, Camarma y Daganzo, en los que se realizó un seguimiento semanal en abril, se utilizaron las coordenadas de *centro de lek 1* y las coordenadas de *centro de lek 2*, pero en el caso de aquellas hembras que copulan en otros leks, donde no se realizó seguimiento en el mes de abril, se ha utilizado exclusivamente las coordenadas de *centro de lek 2*.

Por último, se definió zona *pre-nido* como la localización media de una hembra durante los meses habituales de nidificación, en el año inmediatamente anterior al de su

primer intento de cría. Para estimar la coordenada de *prenido* se calculó la coordenada media de las localizaciones entre el 15 de abril y el 30 de mayo.

Fenología de puesta y parámetros de éxito reproductivo

A lo largo de las 6 primaveras de estudio registramos fecha de puesta, tiempo de incubación, éxito de la puesta, y número y sexo de sus pollos en los meses de julio y septiembre. La edad de primera nidificación sólo pudo ser determinada en hembras capturadas de pollos que llegaron hasta la edad reproductora. Hemos considerado edad de primera reproducción aquella en la que se pudo constatar que la hembra había realizado la puesta.

La terminología utilizada para definir el éxito de las diferentes fases del proceso de cría fue la siguiente: hemos calificado como nidificación sin éxito aquella puesta en la que no se llegaron a completar los 28 días de incubación y que fue abandonada o depredada; por consiguiente, la nidificación con éxito es aquella puesta que fue incubada durante 28 días. Se definió como incubación con éxito aquella en la que eclosionaron los huevos. Por último, el éxito de cría se midió en julio y en septiembre, mediante contacto visual con pollos vivos en dichos meses.

La fecha media de cópula de la población se calculó a partir del seguimiento de machos marcados (ver capítulo 5) en los años 2000 y 2001. Estimamos la fecha de inicio de la incubación a partir de los datos aportados por la telemetría, computando el dato de la última vez que se vio a la hembra en el lek y la primera vez que se la localizó en el nido, siempre que entre ambas fechas no transcurriesen más de 15 días. Otro cálculo de la fecha de puesta utilizado fue el de fecha de puesta media poblacional, calculada a partir de los pesos de los pollos capturados en el mes de julio, para lo que utilizamos la curva de crecimiento basada en pesos de pollos de más de 50 días de edad obtenida por Heinroth & Heinroth (1928) y Radu (1969). Por interpolación de los pesos medidos en captura se estimó la edad del pollo y, calculando 28 días de incubación, se obtuvo la fecha de puesta. Este cálculo se realizó para todos los pollos capturados cada año, obteniendo así una fecha de puesta poblacional anual.

Para estudiar la relación con la edad utilizamos dos muestras: la de hembras marcadas de pollos, que durante nuestro estudio alcanzaron en 2003 los 8 años de edad –con objeto de ampliar la muestra, para la elaboración de las tablas 7.7a y 7.7b se incluyeron 3 años más, hasta la temporada de 2006 inclusive-, y las marcadas de adultas, a las que clasificamos como “ad” para el año de captura, “ad+1” para el año siguiente al de captura, “ad+2” para los dos años después de la captura, y así sucesivamente.

Resultados

Edad de primera nidificación

Aunque varias hembras realizaron su primera puesta a los 2 años de edad, la edad media de primera puesta fue de 2.8 años, y la de primera incubación completada, los 4 años (Tabla 7.1). La edad de primera reproducción con éxito, es decir, en la que el pollo sobrevivió como mínimo hasta el mes de septiembre, se estimó en un mínimo comprendido entre los 6 y los 7 años (aunque seguramente dicho valor fue realmente mayor, ver nota al pie de la Tabla 7.1).

Tabla 7.1. Edades (años) mínimas comprobadas para diferentes parámetros de éxito reproductivo en la muestra de hembras marcadas entre 1995 y 2001, para las que se dispone de datos suficientes de dichos parámetros

individuo	edad de primera nidificación sin éxito	edad de primera nidificación con éxito	edad con pollos vivos en julio	edad con pollos vivos septiembre
6vB97	2	- ⁽¹⁾	-	-
BvB96	4	-	7+	8+
BbV97	2	5	5	5
CRUZvB96	-	4	4	5
HbV96	4	- ⁽²⁾	-	-
PAGINAbV95	3	4	4	9
PORCIENTOvB98	-	2	2	3
5bV97	3	-	6+	9+
ROSCOV97	-	3	4	5+ (9+)
DOBLECABObV98	2	4+	5+	5+ (7+) ⁽³⁾
VbV99	2	3+	3+	5+ ⁽⁴⁾
media	2.8	>4	>4	>6- >7

⁽¹⁾ muerta enero 2000; ⁽²⁾ muerta julio 2000; ⁽³⁾ desaparecida octubre 2004; ⁽⁴⁾ desaparecida octubre 2004. Las edades en las que aparece un signo + son edades mínimas hasta las cuales se sabe con certeza que la hembra en cuestión no había tenido éxito con anterioridad, desconociéndose el resultado a edades posteriores (hay que aclarar que el resultado de éxito de cría fue difícil de observar a edades avanzadas, cuando el emisor ya no funcionaba y la hembra era sólo identificable mediante sus placas alares)

Relación entre el lek y el lugar de establecimiento del nido

La mayor parte de las hembras nidificaron dentro del perímetro del lek en el que habían copulado, aunque varias recorrieron algunos kilómetros hasta llegar a otros lugares, en los que permanecieron durante el periodo de incubación y cría de los pollos (Fig. 7.1). Los cuatro leks principales en los que hemos estudiado el comportamiento reproductivo de las hembras están próximos entre sí. Las zonas localizadas fuera de los márgenes del perímetro del lek -que fue establecido durante el mes de abril- también fueron utilizadas para nidificar por hembras procedentes de los leks cercanos, siempre que en ellas se diesen las condiciones de hábitat adecuadas. Estos lugares, que hemos denominado *áreas de cría*, son en general lugares tranquilos y alejados de grandes núcleos urbanos,

que el resto del año son utilizados por las avutardas sólo de forma esporádica. En algunas de estas zonas, como las localizadas al norte del polígono de estudio en los términos municipales de Casa de Uceda, Villaseca de Uceda, El Cubillo de Uceda y Viñuelas, en la provincia de Guadalajara, la presencia de individuos sólo ha sido constatada durante los meses de mayo, junio, julio y agosto, y en todos los casos se trataba de hembras nidificantes, familias de hembras con pollos o algunos pequeños bandos formados por hembras que habían perdido la puesta o los pollos. En estos lugares nidificaron hembras procedentes de diferentes leks.

Las hembras migradoras nidificaron fuera del área de lek en el que habían copulado en mayor proporción que las sedentarias ($X^2=4.61$, $p=0.032$, Tabla 7.2).

Tabla 7.2. Diferencias entre hembras sedentarias y migradoras en los lugares de nidificación respecto al *área de lek* utilizada en la fase de cópulas (abril). ND= hembras que nidifican dentro del área de lek; NF= hembras que nidifican fuera del área de lek

	ND		NF		Total
	n	%	n	%	n
migradoras	18	64	10	36	28
sedentarias	24	89	3	11	27
Total	42	76	13	24	55

La distancia entre el nido y el centro del lek en el que copuló la hembra fue mayor en las hembras que nidificaron fuera del *área de lek* alcanzándose un máximo de 53 km (($t= 7.72$, $p<0.01$ para distancia al lek 1, $t= 6.09$, $p<0.01$ para distancia al lek 2, Tabla 7.3, Fig. 7.1).

Tabla 7.3. Valores medios de las distancias recorridas por las hembras desde las coordenadas centrales del lek de cópula hasta el lugar donde establecen el nido. ND= hembras que nidifican dentro del área de lek; NF= hembras que nidifican fuera del área de lek

	<i>distancia al lek 1 (km)</i>					<i>distancia al lek 2 (km)</i>				
	med	mín	máx	DS	n	med	mín	máx	DS	n
NF	12.91	4.66	28.25	7.05	13	15.84	4.66	52.95 ¹	12.51	14 ¹
ND	2.34	0.27	6.25	1.70	27	2.70	0.22	7.58	1.89	33
Total	5.77	0.27	28.25	6.51	40	6.61	0.22	52.95 ¹	9.04	47 ¹

El valor máximo de *distancia al lek 2* (52.95 km) corresponde a una hembra que copuló en Campo Real y nidificó en Uceda; para esta hembra no disponemos de valor estimado de *distancia al lek 1*

Relación entre el lugar de nidificación y la zona visitada durante edad inmadura en época de cría

Las hembras inmaduras permanecieron durante la primavera del el año inmediatamente anterior al de su primer intento de cría en general en las mismas zonas que luego utilizarían el año siguiente para nidificar (Fig 7.2). Los valores para una muestra de 5 hembras de edad conocida fueron: distancia media = 1.09 km, min = 0.14, max = 3.47 y DS = 1.36.

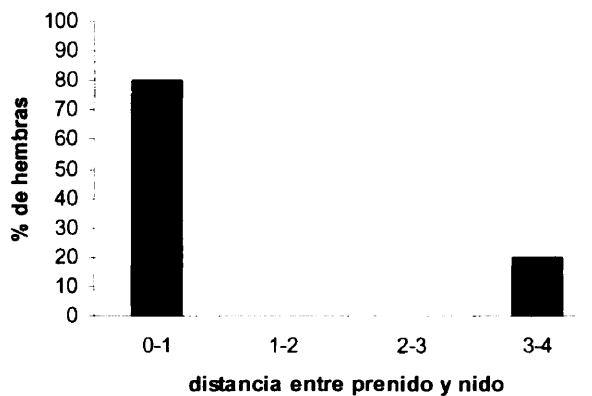


Fig 7.2. Distribución de frecuencias de las distancias existentes entre la coordenada media de la zona utilizada por la hembra en un año de no cría y la coordenada de nido del año siguiente.

Fenología de nidificación: relación con la fecha de cópula y con la edad de la hembra

En los cuatro años para los que disponemos de datos precisos de fenología de puesta, el promedio de la fecha de puesta varió entre la primera y la segunda semana de mayo, existiendo una variación interanual significativa, debida a un notable retraso en el año 2000 (Tablas 7.4.a y 7.4.b). Dicho retraso estuvo posiblemente relacionado con las abundantes lluvias ocurridas durante la primavera de ese año (analizando los datos pluviométricos para ese año, observamos que el nivel de precipitaciones del mes de abril fue notablemente superior al del resto de los años de estudio, observándose al mismo tiempo una menor temperatura media).

La fecha más temprana en la que tenemos constancia de una puesta fue en torno al 17 de abril, mientras que las más tardías fueron realizadas en los últimos días del mes de mayo, aunque probablemente en estos casos se tratase de puestas de reposición.

La comparación entre la fecha media de puesta y la de cópula calculada a partir del seguimiento de machos marcados mostró una diferencia entre ambas fechas de 25 y 20 días, respectivamente para los años 2000 y 2001. Calculando la fecha de puesta de la población a partir de los datos de peso de pollos capturados y aplicando la curva de crecimiento de Heinroth & Heinroth (1928) y Radu (1969), se obtuvo un retraso de 1-2 semanas en la fecha media de puesta del conjunto de la población con respecto a la fecha media de puesta basada en el seguimiento de hembras marcadas (Tabla 7.4.a).

Tabla 7.4.a. Variación anual de las fechas medias de puesta de la población de hembras marcadas para el período de estudio 2000-2003. No se incluye el año 1999 por disponerse de sólo dos datos para dicha temporada. La variación interanual de la fecha de puesta fue significativa ($F_{(3,81)} = 5,45$ $p=0,002$)

	2000	2001	2002	2003
fecha media de puesta	15/5/00	9/5/01	3/5/02	3/5/03
mín	26/4/00	20/4/01	17/4/02	20/4/03
máx	3/6/00	31/5/01	23/5/02	18/5/03
n	16	18	32	18

Tabla 7.4.b. Variación anual de las fechas medias de puesta de la población de hembras de la zona de estudio, estimadas a partir de la curva de crecimiento de Heinroth & Heinroth (1928) y Radu (1969)

	2000	2001	2002	2003
fecha de puesta poblacional	22/5/00	14/5/01	21/5/02	18/5/03
mín	14/5/00	3/5/01	28/4/02	2/05/03
máx	6/6/00	25/5/01	3/6/02	3/6/03
n	11	14	11	13

Se observó una tendencia al adelanto en la fecha de puesta con la edad de la hembra (no significativa en el caso de las hembras de edad conocida, marginalmente significativa en las de edad desconocida, Figs. 7.3.a y 7.3.b).

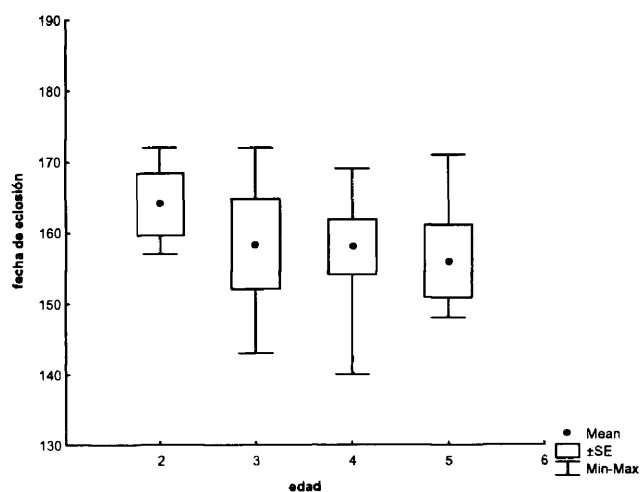


Fig 7.3.a. Diferencias en la fecha de nacimiento de los pollos con la edad de la hembra, basadas en una muestra de 8 hembras de edad conocida $F_{(4,15)}=0.83$ $p=0.526$. Las fechas medias de nacimiento de los pollos fueron: 13 de junio, 7 de junio, 7 de junio, 5 de junio y 21 de mayo para las edades de 2, 3, 4, 5 y 6 años respectivamente, con tamaños de muestra respectivos de 3, 5, 7, 4 y 1.

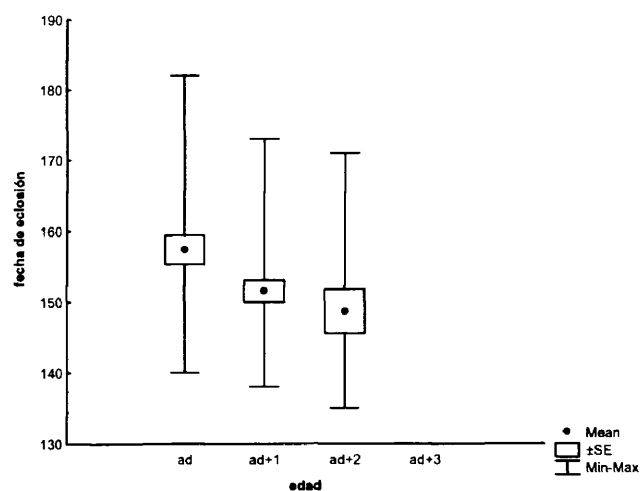


Fig 7.3.b. Diferencias en la fecha de nacimiento de los pollos con la edad de la hembra, basadas en una muestra de 40 hembras capturadas a la edad adulta $F_{(3,63)}=2.70$ $p=0.053$. Las fechas medias de nacimiento de los pollos fueron: 6 de junio, 31 de mayo, 28 de mayo y 30 de mayo para las edades de ad, ad+1, ad+2 y ad+3 respectivamente, con tamaños de muestra respectivos de 31, 24, 11 y 1.

Puestas de reposición

Sólo se registraron 4 puestas de reposición, en cuatro hembras diferentes. En todos estos casos, las hembras tras haber realizado una primera puesta, la abandonaron y cambiaron de localización para realizar la segunda puesta. En todos los casos se confirmó la existencia de ambas puestas, bien por observación directa, bien por localizaciones sucesivas de la hembra en la misma parcela, descartando que estuviese integrada en un bando. En la tabla 7.5 se detallan los cuatro casos en los que fueron constatadas las segundas puestas, con las fechas estimadas en las que fueron realizadas cada una de ellas, la distancia en kilómetros entre la localización de la primera puesta y la puesta de reposición, el terreno en el que fueron localizadas, así como la posible causa de abandono de la primera puesta y el éxito o no del período de incubación de la segunda puesta. A pesar de que en la mayoría de los casos se completó el periodo de incubación de las segundas puestas, ninguna de las cuatro hembras fue vista posteriormente con pollos.

Tabla 7.5. Detalle de las cuatro puestas de reposición observadas durante el periodo de estudio 1998-2003

Individuo	Fecha de primera nidificación	Terreno	Causa del abandono	Localización de la segunda puesta	Terreno	Distancia entre puestas (km)	Finaliza el periodo de incubación
hembra 1	18 de mayo ¹	S	desconocida	30 de mayo	B	13.38	no
hembra 2	29 de abril	S	encharcamiento de la parcela por lluvias	17 de mayo	B	2.02	si
hembra 3	25 de abril	S	posibles molestias humanas	29 de mayo	S	7.20	si
hembra 4	24 de abril	B	desconocida	27 de mayo	S	1.35	si

¹ La fecha estimada de primera puesta fue imposible de determinar, ya el primer contacto que se tuvo con esta hembra desde el mes de febrero fue el del 18 de mayo, fecha en la que se ya se encontraba en nido

En el caso de la hembra 1, tras confirmarse el abandono de la primera puesta, se encontraron 3 huevos completos sin daños apreciables cerca de las coordenadas donde había sido estimado el nido. Tras ser triangulada durante tres semanas consecutivas en la parcela de la segunda puesta, en la siguiente visita nos encontramos la parcela labrada y la hembra ya no estaba en la zona, por lo que decidimos aproximarnos a las coordenadas donde había sido estimada la posición de esta segunda puesta, en las cercanías de este lugar nos encontramos 1 huevo sin depredar apenas incubado. Posiblemente el tractor sorprendiese a la hembra antes de que pudiese finalizar su periodo de incubación, y a pesar de que el huevo no sufrió daños, las molestias ocasionadas por la presencia del tractor arando la parcela provocaron que esta hembra abandonase la puesta.

En el caso de la hembra 2, tras unas lluvias muy intensas que duraron 2 días, la parcela donde estaba situada la primera puesta se encharcó parcialmente y la hembra abandonó esta localización realizando una segunda puesta a una distancia de 2 km de la primera; en esta segunda localización sí consiguió completar el periodo de incubación.

En la hembra 3, la primera puesta estaba situada en una parcela de siembra, colindante con un camino utilizado por los agricultores; tras dos semanas en esta localización, la hembra abandonó este nido, para realizar una segunda puesta en otra siembra, esta vez lejos de caminos. Al encontrarse la primera puesta en una siembra muy crecida, no nos fue posible encontrar el nido abandonado, por lo que desconocemos si los huevos fueron depredados o bien fueron las molestias ocasionadas por el tráfico de vehículos por el camino colindante la causa del abandono.

En la hembra 4, tras confirmarse el abandono de la primera puesta, se localizaron en las coordenadas estimadas para el nido 2 huevos completos sin ningún daño aparente.

Variación interanual del éxito de cría

El porcentaje medio de hembras que realizaron la puesta -de la muestra total de hembras marcadas de edad ≥ 2 años- varió entre años, con un valor medio para el periodo de estudio 1998-2003 del 67 %, de las cuales el 61% consiguió terminar con éxito el periodo de incubación. Tan sólo un 16 % consiguió criar pollos hasta el mes de septiembre. El porcentaje de pollos visto en septiembre de nuestra muestra de hembras marcadas fue de 8.96%, cifra muy cercana a la que se obtuvo en los censos de septiembre de esos mismos años (9.87% para la población de la provincia de Madrid). Si analizamos estos mismos datos para la muestra de hembras marcadas de edad ≥ 6 años, el 76% realizó la puesta, terminando con éxito el periodo de incubación un 66%, con un porcentaje de pollos en la población del 13.64%, dato más elevado que el obtenido 10% para el conjunto de la población de Madrid.

Tabla 7.6. Variación interanual de los parámetros reproductivos de la muestra de hembras marcadas adultas (sumando las capturadas de adultas más las capturadas de pollos, considerando de éstas sólo las que habían cumplido los 2 años), así como excluyendo de dicha muestra los datos correspondientes a edades inferiores a 6 años, para considerar sólo las que, según los datos de la Tabla 7.1, tienen plenas posibilidades de éxito.

Año	1998	1999	2000	2001	2002	2003	medias	totales
nº total inicial de hembras sólo las ad ó ≥ 6 años ²	8 ¹ 0	13 ¹ 0	22 11	28 19	43 38	20 20		134 88
nº realizan puesta sólo las ad ó ≥ 6 años	1 0	3 0	16 8	19 12	32 28	19 19		90 67
% realizan puesta sólo las ad ó ≥ 6 años	13	23	73 73	68 63	74 74	95 95	58 76	67 76
% finalizan incubación sólo las ad ó ≥ 6 años	100	33	50 50	58 67	63 64	74 74	63 64	61 66
% con pollos en julio sólo las ad ó ≥ 6 años	0	0	0 0	55 50	35 28	21 21	19 25	29 27
% con pollos en septiembre sólo las ad ó ≥ 6 años	0	0	0 0	27 13	20 11	14 14	10 10	16 11
% pollos que crían esas hembras hasta septiembre sólo las ad ó ≥ 6 años	0	0	0 0	11 16	12 13	20 20	7 12	9 14
% pollos en censo septiembre de la población de Madrid	14	11	5	9	11	9	10	10

¹ En los años 98 y 99, antes de la realización de capturas de hembras adultas, no disponíamos de ninguna muestra de hembras marcadas de 6 o más años, las hembras utilizadas en estos años fueron de edades ≤ 4 años

² Para obtener un dato más representativo de la población de hembras adultas incluimos tanto los cálculos realizados con la totalidad de la muestra, como los correspondientes sólo a hembras marcadas de adultas, más las marcadas de pollos, excluyendo de éstas sus datos a edades inferiores a 6 años, ya que, según la información aportada en la tabla 7.1, la edad media de primera reproducción con éxito medido en una muestra de hembras de edad conocida fue de un mínimo de 6 años.

Variación del éxito de cría con la edad de la hembra

El porcentaje de hembras que realizó puesta fue de sólo un 22% en hembras de 2 años, , ascendiendo a valores de 57-60% a edades de 4-6 años (Tabla 7.7.a). En hembras adultas dicho porcentaje fue de un 81-90% en los tres primeros años, tendiendo a descender a edades ad+3 y ad+4 (Tabla 7.7.b). Una vez realizada la puesta, el éxito de incubación tendió a aumentar con la edad en ambas muestras. También tendió a aumentar con la edad el éxito de cría global, especialmente en la muestra de hembras de edad conocida, aunque ninguna de las dos hembras de edades más avanzadas (9-11 años) logró criar pollos. Este efecto de aparente disminución de hembras de más edad también se sugiere en la muestra de marcadas de adultas, a edades ad+5 y ad+6, si bien sobre un total también escaso, de sólo 4 hembras. Si se tienen en cuenta sólo las hembras que nidificaron, el porcentaje de éxito de dichas hembras aumentó con la edad

en ambas muestras, hasta valores cercanos a un 70% a edades de 7-8 años y ad+4 respectivamente (Tablas 7.7.a y 7.7.b).

Tabla 7.7.a. Distribución de diferentes parámetros reproductivos según la edad de la hembra, en una muestra de hembras de edad conocida

edad en años	2	3	4	5-6	7-8	9-11
nº de hembras marcadas totales	27	23	15	7	6	2
nº de hembras que realiza la puesta	6	7	9	4	3	
éxito de nidificación (porcentaje de hembras que realiza la puesta)	22	30	60	57	50	
éxito de incubación (porcentaje de hembras que finaliza la incubación)	33	71	44	75	100	
éxito de cría (julio) (porcentaje de hembras que tienen pollo en julio sobre las que finalizan la incubación)	100	60	25	67	100	
éxito de cría (septiembre) (porcentaje de hembras que tienen pollo en septiembre sobre las que finalizan la incubación)	0	40	25	50	67	
éxito de cría global 1 (porcentaje de hembras que tienen pollo en septiembre de las totales iniciales)	0	9	7	21	33	0
éxito de cría global 2 (porcentaje de hembras que tienen pollo en septiembre de las que nidifican)	0	29	11	38	67	

Tabla 7.7.b. Distribución de diferentes parámetros reproductivos según la edad de la hembra, en una muestra de hembras capturadas de adultas. ad= edad de captura, ad+1, ad+2, etc= años siguientes al de captura

edad	ad	ad+1	ad+2	ad+3	ad+4	ad+5	ad+6
nº de hembras marcadas totales	48	39	32	26	15	4	2
nº de hembras que realiza la puesta	40	35	26	13	3		
éxito de nidificación (porcentaje de hembras que realiza la puesta)	83	90	81	50	20		
éxito de incubación (porcentaje de hembras que finaliza la incubación)	58	69	85	54	100		
éxito de cría (julio) (porcentaje de hembras que tienen pollo en julio sobre las que finalizan la incubación)	30	29	18	29	67		
éxito de cría (septiembre) (porcentaje de hembras que tienen pollo en septiembre sobre las que finalizan la incubación)	13	17	18	29	67		
éxito de cría global 1 (porcentaje de hembras que tienen pollo en septiembre de las totales iniciales)	6	10	13	8	13	0	0
éxito de cría global 2 (porcentaje de hembras que tienen pollo en septiembre de las que nidifican)	8	11	15	15	67		

Discusión

Edad de primera nidificación

Según los datos obtenidos en este estudio las hembras son maduras sexualmente a partir de los dos años de edad, hecho ya constatado en estudios anteriores (Morales, 2000), si bien la mitad de las hembras realizaron su primer intento de cría a la edad de 3-4 años, y la primera nidificación que llegó a término tuvo lugar, en promedio, a una edad superior a los 4 años. En la Avutarda Hubara *Clamydotis undulada*, aunque las hembras son maduras sexualmente desde el primer año de vida, un estudio con hembras marcadas reveló que las que intentaron reproducirse sólo fueron un 4% (Maloney, 2003). Nuestros datos indican que, entre las hembras que nidifican, el éxito de cría aumenta con la edad al menos entre los 2 y los 7-8 años (ver más abajo). Resultados similares se obtuvieron en un estudio anterior en Villafáfila (Morales et al., 2002), siendo la causa más probable de dicho aumento la mayor experiencia de las hembras de edad más avanzada a la hora de superar las dificultades a las que se enfrentan durante el proceso de cría, tales como depredación de los huevos por córvidos, zorros, perros o rapaces (Ena et al., 1987; Martín, 1997) y factores meteorológicos adversos (Morales et al., 2002). La falta de conocimiento previo sobre el lugar y probablemente el hecho de que los mejores sitios sean ocupados por las hembras de mayor edad, deben también influir en la escasa productividad de las hembras más jóvenes. El alto coste energético que supone la cría debe ser la causa de que la mayoría de las hembras decidan retrasar la puesta hasta edades en las que aumentan las posibilidades de éxito.

Relación entre el lek y las zonas de nidificación y cría

La distribución espacial de los nidos estuvo relacionada con la de los leks, observándose en general una mayor agregación de aquellos dentro del perímetro de la zona definida como área de lek –la zona utilizada durante la fase de cópulas, entre finales de marzo y comienzos de mayo–, o bien en zonas externas a dicho perímetro, pero cercanas al mismo, con características adecuadas para la nidificación (tales como al Noreste del lek Talamanca-Valdetorres, Fig. 7.1, ver también capítulo 8). Concretamente, el 75% de las hembras situaron sus nidos dentro del perímetro del lek, mientras que el 25% lo hizo fuera. No encontramos diferencias en el éxito de incubación relacionadas con la distancia entre lugar de nidificación y lek (69% de los nidos situados dentro del perímetro del lek completaron con éxito el periodo de incubación, frente al 62% de los situados fuera).

Sin embargo, una cantidad importante de hembras nidificaron en áreas bastante alejadas de los leks, llegando a alcanzarse distancias de 53 km entre el centro del lek de cópula y el lugar de nidificación –caso de una hembra que copuló en Campo Real y nidificó en Uceda–. La mayor dispersión de las hembras nidificantes es característica de numerosas especies de aves que se reproducen en leks (Johnsgard, 1991; 1994; Höglund y Alatalo, 1995), y la relación entre ambas distribuciones se mantiene a lo largo de los años gracias a la marcada tendencia filopátrica de las hembras, que nidifican cerca del lugar donde nacieron (Martín, 2001), y permanecen en general fieles a nido y a lek a lo largo de sus vidas (capítulo 2). La tendencia a nidificar fuera del área de lek parece más marcada en hembras migradoras que en sedentarias, quizá como consecuencia de una

mayor tendencia a la movilidad general en las primeras. Aunque las causas de que las hembras nidifiquen a diferentes distancias del centro del lek no están claras, algunos autores como Bergerud (1988) sugieren que algunas hembras podrían nidificar fuera del perímetro del lek para minimizar las molestias producidas por los machos y evitar el incremento de actividad depredadora asociado a la actividad del lek. Estudios realizados con *Centrocercus urophasianus*, especie en la que algunas hembras nidificaron a más de 5 km del lek, señalan que este tipo de estrategia puede ser importante para la viabilidad de la población (Holloran y Anderson, 2005).

Por último, las áreas de nidificación lejanas a los leks descubiertas en este estudio –tales como la zona de Uceda, o la de Paracuellos del Jarama– podrían ser restos de antiguos leks, en los que los machos hubiesen desaparecido en épocas pasadas, quedando en la actualidad sólo las hembras, menos sensibles a las causas de extinción que los machos, según observaciones propias.

La experiencia previa sobre aspectos tales como abundancia y tipo de depredadores, molestias de la zona, y recursos disponibles, sin duda influye en el éxito de cría, por lo que es importante un conocimiento previo de la zona, en especial en especies longevas como las avutardas (Greenwood, 1980; Gavin y Bollinger, 1988; Schieck y Hannon, 1989; Koivula et al., 1993). La utilización por las avutardas de las mismas zonas durante la fase de inmadurez (1-2 años de edad) y la edad adulta (>2 años) sugiere que las hembras podrían utilizar los años de inmadurez, en los que no crían, para realizar prospecciones de las zonas donde en años posteriores pueden realizar la puesta. Los mejores sitios suelen estar ocupados por hembras de mayor edad, que tienen una gran fidelidad entre años, no sólo en esta especie (capítulo 2), sino en otras (Badyaev y Faust, 1996; Badyaev et al., 1998). Las hembras que buscan sitios favorables con anterioridad a la edad de madurez se verían así beneficiadas una vez adultas.

Fenología de nidificación y retraso de puesta respecto a la fecha de cópula

Por lo general, en una misma población la mayoría de las puestas suelen estar sincronizadas en un intervalo de tiempo estrecho, que representa el óptimo para la región geográfica en la que vive dicha población. Sin embargo, en numerosas especies se ha observado que existen importantes variaciones interanuales e interindividuales en la fenología de nidificación. En nuestro estudio, la fecha media de puesta osciló entre la primera y la segunda semana del mes de mayo, según los años. Estas pequeñas oscilaciones interanuales pudieron ser efecto de variaciones en los parámetros meteorológicos. Aunque no hemos analizado este aspecto con detalle, los datos medios de pluviometría y temperatura recogidos durante los meses de abril y mayo en la zona de estudio registran un máximo en los niveles de pluviosidad y un mínimo de las temperaturas en el año 2000, año en el que se produjo un retraso generalizado en la fecha media de puesta. La climatología adversa de este año contrasta con la registrada el resto de los años de estudio. Las intensas lluvias caídas en el mes de abril de ese año provocaron inundaciones en muchas de las parcelas de la zona de estudio, con lo cual la disponibilidad de los sitios de nidificación se pudo ver reducida considerablemente, lo que probablemente se tradujo en un retraso de puesta en muchas hembras, que debieron esperar a que el terreno se secase.

Aparte de los condicionantes meteorológicos, las dos variables principales que influyen en la fecha de puesta son la edad fisiológica de la hembra y su experiencia reproductora, factores intrínsecos a cada individuo (Hedgren, 1980), lo que ya ha sido estudiado en diversas especies de aves y se conoce como hipótesis de maduración (Hamann y Cooke, 1987). En general, los individuos jóvenes que se reproducen por primera vez realizan la puesta más tarde (Reese y Kadlec, 1985; Forest y Gaston, 1996; Perris y McCleery, 1985) y son más susceptibles a perder los huevos que las hembras más viejas y experimentadas, que realizan puestas más tempranas (Perdeck y Cavé, 1992; Hipfner et al., 1997). Se han argumentado diferentes razones para explicar el retraso en la puesta de algunos individuos (revisión en Hamann y Cooke, 1987; Nol y Smith, 1987; revisión en Saether, 1990; Perdeck y Cavé, 1992). El éxito reproductor de las aves a menudo disminuye con el retraso del inicio de la fecha de puesta (Daan et al., 1990; Tinbergen y Daan, 1990; Verhulst y Tinbergen, 1991).

Algunos autores, como Perdeck y Cavé (1992), han sugerido que los machos más viejos intentan atraer a hembras de mayor edad para beneficiarse del adelanto producido en la fecha de puesta, lo que relacionaría a ambos sexos con el adelanto de la fecha de puesta como estrategia para obtener un mayor éxito reproductivo. En nuestro caso es difícil poder afirmar esto, ya que no disponemos de observaciones precisas de cópulas entre machos y hembras marcadas de edad conocida, aunque sí hemos encontrado correlación entre la edad del macho y el éxito de cópula y entre la edad del macho y la fecha de exhibición (ver capítulo). Es posible que las hembras de cualquier edad intenten copular con los machos más viejos; y que ello haya contribuido al desarrollo de una presión selectiva que favorezca un adelanto de la fecha de cópula. Las hembras más viejas copulan antes que las más jóvenes y con mayor probabilidad con los machos más viejos, que son los que antes se independizan del bando de machos del lek.

Según nuestros cálculos de fecha media de cópula a partir del seguimiento de machos marcados en los años 2000 y 2001 (capítulo 5), y de puesta (presente estudio), existiría un intervalo medio de 20-25 días entre ambas fechas. Ello sugiere que las hembras de Avutarda tendrían la capacidad de retener el esperma durante un cierto tiempo antes de realizar la puesta, pudiendo incluso quizás conservar parte del esperma no utilizado en la primera puesta, para poder realizar una puesta de reposición, en caso de pérdida de la primera. En algunas aves, las hembras tienen unos túbulos que sirven de reservorio del esperma, donde los espermatozoides pueden sobrevivir semanas. La evolución de este reservorio de esperma está relacionada con el hecho de que los óvulos son liberados, fertilizados y los huevos puestos de manera secuencial después de transcurrir un cierto número de días desde la cópula (Gomendio y Roldan, 1993). Varios estudios han demostrado que el número de espermatozoides influye en la duración del reservorio de esperma. En las aves silvestres hay una gran dificultad en determinar el número de espermatozoides introducidos durante cada cópula. El periodo más largo de almacén de esperma documentado en la bibliografía ocurre en el pavo doméstico, con un valor medio de 43 días y un máximo de 72 (Lorenz, 1950; Hale, 1955). En aves silvestres no es posible calcular los días exactos de duración del esperma en el reservorio. Sin embargo, si hay alguna información indirecta estimada mediante la diferencia entre la cópula observada y la puesta de huevos, aunque este valor sería sólo aproximado, por ejemplo, entre 16 y 10 días en algunas especies de albatros, *Diomedea melanophris* y *Diomedea chrysostoma* (Astheimer et al., 1985) y 19-27 días en el

fumarel (Hatch, 1983; Hatch, 1987; Hunter et al., 1992), siendo todas estas estimas mínimas.

Las puestas de reposición

Las puestas de reposición son un mecanismo frecuentemente utilizado por las aves para contrarrestar las pérdidas de primeras puestas por depredación u otras causas. La hembra conserva una reserva de esperma después de hacer la primera puesta, lo que le permite realizar una segunda puesta, aún en ausencia del macho. Sin embargo, la mayoría de las hembras no producen una segunda puesta, caso de perder la primera, sino que se integran en bandos de hembras no reproductoras o que también han perdido la puesta. Conelly (1993) sugirió que el coste de realizar una segunda puesta de reposición puede ser tan elevado para muchos individuos, que haría poco rentable intentar una segunda puesta. En nuestro estudio sólo un 12% de las hembras que no completaron el periodo de incubación de la primera puesta realizaron una puesta de reposición: de 34 hembras que no completaron el periodo de incubación de la primera nidada, tan sólo 4 hicieron una segunda puesta, aunque el éxito reproductivo fue nulo en los cuatro casos. Posiblemente las fechas ya tardías en las que tuvieron lugar estas segundas puestas representaron un factor determinante del escaso éxito de las mismas. En la Avutarda Hubara, en un estudio realizado en China, el 36 % de las hembras que fallaron la primera puesta, realizaron una puesta de reposición (Combreau et al., 2002). En el caso de la Avutarda Común, hay datos de segundas puestas en Europa central, con intervalos de puestas de 1 a 2 días entre ambas (Gewalt, 1959; England, 1966). La proporción de individuos que realiza puestas de reposición disminuye conforme aumenta la fecha de pérdida de los huevos de la primera puesta (Barba et al., 1995; Hipfner et al., 1999; Pitman et al., 2006), lo que debe de reflejar la alta proporción coste-beneficio asociado a las puestas tardías (Silverin, 1980). La fecha de primera puestas en hembras donde se ha constatado puesta de reposición fue en todos los casos anterior a la fecha media de puesta calculada en este estudio. Consecuentemente, una de las ventajas evolutivas más importantes que supone el realizar puestas tempranas debe ser el incremento del potencial de poder realizar puestas de reposición en caso necesario (Hannon et al., 1988). En especies en las que la probabilidad de éxito de puesta es baja, las puestas de reposición pueden producir un aumento del éxito reproductor muy significativo (Keegan y Crawford, 1993).

Algunos estudios han comprobado que la realización de puestas de reposición se efectúa preferentemente por las hembras más viejas y experimentadas (Wooller, 1980; Boekelheide y Ainley, 1989; Wheelwright y Schultz, 1994; Hipfner et al., 1997) o en mejor condición física (Hegyi y Sasvari, 1998). Se ha sugerido que la causa de que las puestas de reposición las realicen preferentemente hembras de mayor calidad sería el hecho de que sólo éstas tendrían las reservas suficientes para producir ambas puestas (Hund y Prinzinger, 1985; Wheelwright y Schultz, 1994; Hipfner et al., 1999). En nuestro estudio tan sólo una de las cuatro hembras que realizaron puestas de reposición era de edad conocida, realizando dicha puesta a los cuatro años, las tres restantes fueron adultas de edad desconocida, en su segundo año de seguimiento, lo que sugiere que serían de edad avanzada. El hecho de que la fecha de primera puesta de estos individuos fuese anterior a la fecha media calculada para la muestra de marcadas, apoya la sugerencia anterior de edad avanzada, o bien de alta calidad de las hembras implicadas.

Variación interanual en el éxito de cría

El porcentaje medio de hembras mayores de dos años que realizaron la puesta cada temporada fue del 67 %, y sólo el 61% de dicha fracción de hembras consiguieron finalizar con éxito el periodo de incubación. Los datos de otros estudios sobre el porcentaje de nidos en los que se concluye con éxito el periodo de incubación muestran cifras similares e incluso, en algunos casos, considerablemente menores. En un estudio realizado en Villafáfila por Ena (1987) el porcentaje fue del 50%, del 30% en Hungría (Sterbetz, 1980) y en Alemania de entre un 10-20% (Isakow, 1972) y un 27% (Ludwig, 1996). En otras especies longevas y que también nidifican en el suelo, como los Pavos *Meleagris gallipavo*, los valores oscilan entre el 25% (Miller et al., 1998) y el 13% (Thogmartin, 1999), y en la Avutarda hubara el porcentaje de hembras que consiguieron completar el periodo de incubación fue más cercano al obtenido en nuestro estudio, con un 59% (Combreau et al., 2002),. La mayoría de los autores atribuyen este alto grado de fracaso en la incubación a la densidad de depredadores. Aunque no hemos realizado un estudio de densidad de depredadores de la zona, no hay ninguna razón que indique que no sea esta la causa, junto con el aumento de las molestias humanas, la principal responsable del bajo éxito de incubación en nuestro caso.

La cantidad global de 21 pollos avistados en julio para el periodo de estudio 1998-2003, pertenecientes a 16 familias diferentes, de un total de 55 puestas en las que las hembras que terminaron con éxito la incubación, indica que el número de hembras que pierden el pollo o los pollos entre la fecha de eclosión y el mes de julio fue muy elevado, alcanzando el 71%. De los 21 pollos vistos en julio sólo 12, pertenecientes a 9 familias, sobrevivieron hasta el mes de septiembre, es decir, el porcentaje de hembras que perdieron los pollos entre la eclosión y el mes de septiembre fue del 84%. Según los datos obtenidos con hembras marcadas, la cantidad media de pollos criados hasta septiembre fue de 9 por cada 100 hembras, dato muy cercano al obtenido en el conjunto de la población de esta especie en la provincia de Madrid mediante los muestreos de productividad de septiembre, que arrojaron un promedio de 10 pollos por cada 100 hembras para el mismo periodo de estudio. Estos datos son bajos comparados con los obtenidos en un estudio anterior con esta misma población, (0.16 en Madrid, Alonso et al., 2004) lo que sugiere que el periodo de estudio actual fue especialmente bajo en productividad. También fueron inferiores a los valores obtenidos en otras zonas de España (0.18 en León, Alonso y Alonso, 1990; 0.15 en Villafáfila Morales, 2000; Morales et al., 2002); 0.43 (Ena et al., 1987), y de Alemania (0.53 Ludwig, 1996), pero superiores a los de Andalucía (0.08 Alonso et al., 2005). En otras Otíidas, como la Avutarda Hubara, la supervivencia de los pollos fue de 0.39 (Combreau et al., 2002), y de 0.40-0.52 en *Meleagris gallipavo* (Keegan y Crawford, 1993; Hubbard et al., 1999). El valor medio del presente estudio no alcanza el umbral crítico de 0.15 jóvenes por hembra, por debajo del cual algunos modelos de población indican que las poblaciones tienden a disminuir (Alonso et al., 2004). Los datos de nuestro estudio sugieren que el éxito reproductivo de la población madrileña podría estar disminuido, al menos en determinados años, por la influencia de diversos factores antropógenos, como una alta presión de depredación por perros o zorros, o por molestias humanas (ver Martín, 2001; Martín et al., 2007).

La baja tasa de renovación de la población estudiada, junto a la baja capacidad colonizadora de la especie (Alonso et al., 2004) alerta sobre la vulnerabilidad de la Avutarda ante las amenazas a las que actualmente se encuentra sometida, como la

pérdida de hábitat provocada por el avance de las zonas urbanas y los cambios en las prácticas agrícolas hacia métodos de cultivo intensivo, por citar sólo algunas de las causas de regresión más importantes.

Entre los factores que influyen en el éxito de cría se encuentran las condiciones meteorológicas desfavorables (Morales et al. 2002). Ya hemos comentado que el año 2000 fue el peor año de cría de todo el periodo estudiado, debido a las abundantes precipitaciones y las bajas temperaturas registradas en los meses de abril y mayo. A pesar de que el número de puestas registradas fue similar al de otros años, ninguno de los pollos nacidos consiguió sobrevivir hasta el mes de julio, ya que todas las madres marcadas fueron vistas ese año en bandos de hembras y sin pollo a finales de dicho mes. Estos datos se corroboran con los datos poblacionales de productividad calculados en el mes de septiembre, que también fueron los más bajos de los registrados para el periodo 1998-2003. El caso contrario ocurrió en el año 2003, en el que se registraron precipitaciones mínimas, combinadas con unas altas temperaturas durante el mes de mayo, con resultado de un aumento tanto en el porcentaje de hembras que realizaron la puesta como en el porcentaje de puestas que completaron el periodo de incubación: un 74% de las controladas desde su inicio, frente al 50% del año 2000. Otro dato relevante es que 4 de los 5 pollos hijos de madres marcadas avistados en julio sobrevivieron hasta el mes de septiembre. Estos datos indican que hay una fuerte influencia de las condiciones meteorológicas durante el periodo de puestas y de incubación, meses de abril y mayo, que condiciona en primer lugar el éxito de la puesta y por consiguiente el posterior éxito de cría medido en el mes de septiembre, hecho ya destacado para la población de Villafáfila (Morales et al., 2002).

Variación del éxito de cría con la edad de la hembra

La relación entre la edad del individuo y su éxito reproductivo ha sido ampliamente estudiada en aves. Son numerosos los estudios que han mostrado que los individuos más viejos tienen mayor éxito reproductivo que los individuos más jóvenes. Las hembras más viejas son más dominantes o tienen más experiencia, por lo que pueden tener mayor acceso a los recursos o un mejor conocimiento de los lugares idóneos para alimentarse o instalar su nido, así como mayor experiencia para evitar a los depredadores (Wheelwright y Schultz, 1994).

En la Avutarda, ya Gewalt (1959) constató que se producía un mayor abandono de las puestas por parte de hembras primerizas en cautividad. El único estudio sobre esta especie en libertad constató la mayor productividad de las hembras de mayor edad en la población de Villafáfila (Morales et al., 2002).

Los datos aportados en este estudio demuestran que el éxito reproductivo aumenta con la edad en las hembras, aunque parecen insinuar que dicho éxito puede disminuir a edades muy avanzadas, de más de 9-10 años, debido quizá al efecto de la senescencia. Este hecho no había sido sugerido en estudios anteriores sobre esta especie. El mecanismo por el cual se manifiesta la senescencia podría ser el resultado de dos tendencias opuestas: por una parte, los parámetros indicadores de eficacia en la cría, tales como éxito en la incubación y en la crianza de los pollos, parecen aumentar continuamente con la edad; por otra, el porcentaje de hembras que deciden nidificar podría ser el que disminuye a edades avanzadas, a las que la hembra podría decidir no

criar, optimizando así su esfuerzo reproductor. Serán necesarios más años de estudio para confirmar estos datos y su interpretación.

Bibliografía

- Alonso, J. C. y Alonso, J. A. 1990. *Parámetros demográficos, selección de hábitat y distribución de la Avutarda en tres regiones españolas*. Madrid: ICONA.
- Alonso, J. C., Martín, C., Palacín, C., Martín, B. y Magaña, M. 2005. The Great Bustard *Otis tarda* in Andalusia, southern Spain: status, distribution and trends. *Ardeola*, 53: 67-78.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. y Lane, S. J. 2004. Distribution dynamics of a great bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1659-1674.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press.
- Astheimer, L. B., Prince, P. A. y Grau, C. R. 1985. Egg formation and the pre-laying period of black-browed and grey-headed albatrosses *Diomedea melanophris* and *D. ichrysostoma* at Bird Island, South Georgia. *Ibis*, 127: 523-529.
- Badyaev, A. V., Etges, W. J., Faust, J. D. y Martin, T. E. 1998. Fitness correlates of spur length and spur asymmetry in male wild turkeys. *Journal of Animal Ecology*, 67: 845-852.
- Badyaev, A. V. y Faust, J. D. 1996. Nest site fidelity in female wild turkey: Potential causes and reproductive consequences. *The Condor*, 98: 589-594.
- Barba, E., Gil-Delgado, J. A. y Monros, J. S. 1995. The costs of being late: consequences of delaying great tit *Parus major* first clutches. *Journal of Animal Ecology*, 64: 642-651.
- Bergerud, A. T. 1988. Increasing the numbers of grouse In: *Adaptive strategies and population ecology of northern grouse* (Bergerud, A. T. y Gratson, M. W., Editores), pp. 686-731. Minneapolis: University of Minnesota.
- Boekelheide, R. J. y Ainley, D. G. 1989. Age, resource availability, and breeding effort in Brandt's cormorant. *Auk*, 106: 389-401.
- Clutton-Brock, T. H. 1988. *Reproductive success. Studies of individual variation in contrasting breeding systems*. University of Chicago Press.
- Cody, M. L. 1971. Ecological aspects of Reproduction. In: *Avian Biology* (Parkes, K. C., Editor), pp. 461-512. New York: Academic Press.
- Combreau, O., Qiao, J., Lawrence, M., Gao, X., Yao, J. J., Yang, W. y Launay, F. 2002. Breeding success in a Houbara Bustard *Chlamydotis [undulata] macqueenii* population on the eastern fringe of the Jungar Basin, People's Republic of China. *Ibis*, 144: E45-E56.
- Connelly, J. W., Fischer, R. A., Apa, A. D., Reese, K. P. y Wakkinen, W. L. 1993. Renesting by sage grouse in southeastern Idaho. *Condor*, 95: 1041-1043.
- Daan, S., Dijkstra, C. y Tinbergen, J. M. 1990. Family planning in the Kestrel *Falco tinnunculus*: the ultimate control of covariance of laying date and clutch size. *Behaviour*, 114: 83-116.
- Ena, V., Martínez, A. y Thomas, D. H. 1987. Breeding success of the great bustard *Otis tarda* in Zamora Province, Spain, in 1984. *Ibis*, 129: 364-370.
- England, M. D. 1966. Great Bustards in Portugal. *British Birds*, 59: 22-27.

- Forest, L. N. y Gaston, A. J. 1996. The effect of age on timing of breeding and reproductive success in the Thick-Billed Murre. *Ecology Environment And Conservation*, 77: 1501-1511.
- Gavin, T. A. y Bollinger, E. K. 1988. Reproductive correlates of breeding-site fidelity in bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*). *Ecology* 69: 96-103.
- Gewalt, W. 1959. *Die Grosstrappe*. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.
- Gomendio, M. y Roldan, E. R. S. 1993. Mechanisms of sperm competition: linking physiology and behavioural ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 8: 95-100.
- Greenwood, P. J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28: 1140-1162.
- Hale, E. B. 1955. Duration of fertility and hatchability following natural mating in turkeys. *Poultry Science*, 34: 228-233.
- Hamann, J. y Cooke, F. 1987. Age effects on clutch size and laying dates of individual female lesser snow geese *Anser caerulescens*. *Ibis*, 129: 527-532.
- Hannon, S. J., Martin, K. y Schieck, J. O. 1988. Timing of reproduction in two populations of willow ptarmigan in northern Canada. *Auk*, 105: 330-338.
- Hatch, S. A. 1983. Mechanism and ecological significance of sperm storage in the northern fulmar with reference to its occurrence in other birds. *Auk*, 100: 593-600.
- Hatch, S. A. 1987. Copulation and mate guarding in the northern fulmar. *Auk*, 104: 450-461.
- Hedgren, S. 1980. Reproductive success of guillemots *Uria aalge* on the island of Stora Karlsö. *Ornis Fennica*, 57: 49-57.
- Hegyi, Z. y Sasvari, L. 1998. Components of fitness in lapwings *Vanellus vanellus* and black-tailed godwits *Limosa limosa* during the breeding season: do female body mass and egg size matter? *Ardea*, 86: 43-50.
- Heinroth, O. y Heinroth, M. 1928. *Die Vögel Mitteleuropas, III*. Berlin-Lichterfelde: Bermühler.
- Hipfner, J. M., Gaston, A. J. y de Forest, L. N. 1997. The role of female age in determining egg size and laying date of thick-billed murre. *Journal of Avian Biology*, 28: 271-278.
- Hipfner, J. M., Gaston, A. J., Martin, D. L. y Jones, I. L. 1999. Seasonal declines in replacement egg-layings in a long-lived, Arctic seabird: costs of late breeding or variation in female quality? *Journal of Animal Ecology*, 68: 988-998.
- Höglund, J. y Alatalo, R. V. 1995. *Leks*. New Jersey: Princeton University Press.
- Holloran, M. J. y Anderson, S. H. 2005. Spatial distribution of Greater Sage-Grouse nests in relatively contiguous sagebrush habitats. *Condor*, 107: 742-752.
- Hubbard, M. W., Garner, D. L. y Klaas, E. E. 1999. Wild turkey poult survival in southcentral Iowa. *Journal Wildlife Management* 63: 199-203.
- Hund, K. y Prinzinger, R. 1985. Die Bedeutung des Lebensalters für brutbiologische Parameter der Mehlschwalbe (*Delichon urbica*). *Journal fuer Ornithologie*, 126: 15-28.
- Hunter, F. M., Burke, T. y Watts, S. E. 1992. Frequent copulation as a method of paternity assurance in the northern fulmar. *Animal Behaviour*, 44: 149-156.
- Johnsgard, P. A. 1991. *Bustards, hemipodes, and sandgrouse. Birds of dry places*. Oxford: Oxford University Press.
- Johnsgard, P. A. 1994. *Arena birds: sexual selection and behavior*. Washington and London: Smithsonian Institution Press.
- Keegan, T. W. y Crawford, J. A. 1993. Renesting by Rio Grande wild turkeys after brood loss. *Journal of Wildlife Management*, 57: 801-804.

- Koivula, K., Lahti, K., Orell, M. y Ryttonen, S. 1993. Prior residency as a key determinant of social dominance in the willow tit (*Parus montanus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33: 283-287.
- Lack, D. 1966. *Population Studies of Birds*. London & New York: Oxford University Press (Clarendon).
- Lorenz, F. W. 1950. onset and duration of fertility in turkeys. *Poultry Science*, 34: 634-639.
- Ludwig, B. 1996. Neue Ergebnisse zum Bestand, zur Brutbiologie und -ökologie sowie zum Schutz der Großtrappe (*Otis t. tarda* L., 1758). In: *der Nette-Niederung südlich von Berlin* Brandenburg: Landesumweltamt.
- Maloney, R. F. 2003. Survival, breeding and movements of reintroduced asiatic houbara (*Chlamydotis undulata macqueenii*) in Mahazat as-Sayd Reserve, Saudi Arabia. University of New England.
- Martín, C. A. 2001. Dispersión y estructura genética de la población de avutardas de la Comunidad de Madrid. Universidad Autónoma. Madrid. Tesis doctoral
- Martín, C. A., Alonso, J. C., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. y Martín, B. 2007. Sex-biased juvenile survival in a bird with extreme size dimorphism, the great bustard *Otis tarda*. *Journal of Avian Biology*, en prensa.
- Martín, E. 1997. Dispersión juvenil y cuidado maternal en la avutarda (*Otis tarda*). Universidad Autonoma. Madrid. Tesis doctoral
- Miller, D. A., Leopold, B. D. y Hurst, G. A. 1998. Reproductive characteristics of a wild turkey population in central Mississippi. *Journal of Wildlife Management*, 62: 903-910.
- Morales, M. B. 2000. Ecología reproductiva y movimientos estacionales en la avutarda (*Otis tarda*). Universidad Complutense. Madrid. Tesis doctoral
- Morales, M. B., Alonso, J. C. y Alonso, J. 2002. Annual productivity and individual female reproductive success in a Great Bustard *Otis tarda* population. *Ibis*, 144: 293-300.
- Morgado, R. y Moreira, F. 2000. Seasonal population dynamics, nest site selection, sex ratio and clutch size of the great bustard *Otis tarda* in two adjacent lekking areas. *Ardeola*, 47: 237-246.
- Newton, I. 1989. *Lifetime reproduction in Birds*. London: Academic Press.
- Nol, E. y Smith, J. N. M. 1987. Effects of age and breeding experience on seasonal reproductive success in the song sparrow. *Journal of Animal Ecology*, 56: 301-313.
- Perdeck, A. C. y Cavé, A. J. 1992. Laying date in the Coot: Effects of age and mate choice. *The Journal of Animal Ecology*, 61: 13-19.
- Perris, C. M. y McCleery, R. M. 1985. The effect of age and Pair bond on the breeding success of Great Tits *Parus major*. *Ibis*, 127: 306-315.
- Pitman, J. C., Hagen, C. A., Jamison, B. E., Robel, R. J., Loughin, T. M. y Applegate, R. D. 2006. Nesting ecology of lesser prairie-chickens in sand sagebrush prairie of southwestern Kansas. *Wilson Journal of Ornithology*, 118: 23-35.
- Radu, D. 1969. Die Aufzucht von Grosstrappen (*Otis tarda* L.) im Zoologischen Garten Budapest. *Freunde Kölner Zoo*, 12: 59-64.
- Reese, K. P. y Kadlec, J. A. 1985. Influence of high density and parental age on the habitat selection and reproduction of Black-billed Magpies. *The Condor*, 87: 96-105
- Saether, B. E. 1990. Age-specific variation in reproductive performance of birds. *Current Ornithology*, 7: 251-283.



- Schieck, J. O. y Hannon, S. J. 1989. Breeding site fidelity in willow ptarmigan: the influence of previous reproductive success and familiarity with partner and territory. *Oecologia (Berlin)*, 81: 465-472.
- Silverin, B. 1980. Seasonal changes in the activity of the thyroid glands and its interaction with testicular function in the pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. 41.
- Sterbetz, I. 1980. Investigations into the nutrition of the great bustard (*Otus t. tarda* L.) in the winter aspect of 1977/78. *Aquila*, 86: 93-100.
- Thogmartin, W. E. 1999. Landscape attributes and nest site selection in wild turkeys. . *Auk*, 116: 912-923.
- Tinbergen, J. M. y Daan, S. 1990. Family planning in the great tit *Parus major*: optimal clutch size as integration of parent and offspring fitness. . *Behaviour*, 114: 161-190.
- Verhulst, S. y Tinbergen, J. M. 1991. Experimental evidence for a causal relationship between timing and success of reproduction in the great tit *Parus m. major*. . *Journal of Animal Ecology*, 60: 269-282.
- Wheelwright, N. T. y Schultz, C. B. 1994. Age and reproduction in Savannah sparrows and tree swallows. *Journal of Animal Ecology*, 63: 686-702.
- Wooller, R. D. 1980. Repeat laying by kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Ibis*, 122: 226-229.

8. Selección del área de nidificación

Introducción

La Avutarda Común nidifica preferentemente en cultivos de cereal, evitando los lugares con vegetación esteparia que formaban el hábitat original de esta especie (Farago, 1987; Collar, 1996). Este cambio de preferencia se ha atribuido en parte a que los cultivos de cereal reducen las temperaturas extremas (Farago, 1986), facilitan la alimentación de los pollos (Farago et al., 2001) y reducen la detectabilidad frente a los depredadores (Farago et al., 2001). En la Península Ibérica también se ha descrito que los cultivos de cereal son los terrenos preferidos para nidificar. (Ena et al., 1987; Morgado y Moreira, 2000).

Se desconoce en qué medida la preferencia de la Avutarda por nidificar en los cultivos de cereal está ligada a otros factores relacionados con la nidificación en general. Por ejemplo, en ambientes agrícolas y esteparios las molestias humanas y el desarrollo de las infraestructuras son determinantes en la selección del lugar de nidificación (i.e., Tucker y Heath, 1994; Arroyo et al., 2002; Gonzalez et al., 2006). El tráfico de personas y de automóviles en caminos y carreteras próximas a la zona de cría son algunas de las principales molestias humanas (Foppen y Reijnen, 1994; Reijnen y Foppen, 1994; Reijnen et al., 1995; Brotons y Herrando, 2001; Kuitunen et al., 2003). Dichas molestias aumentan con las actividades turísticas (e.g., Ruhlen et al., 2003), el ruido (Reijnen y Foppen, 1995; Linnell y Andersen, 1998; Trimper et al., 1998) y en las cercanías de los pueblos (e.g., Thorington y Bowman, 2003). La estructura del terreno es también relevante para las aves que nidifican en el suelo, que seleccionan lugares abiertos y con poca pendiente. La selección de un lugar para nidificar depende de la extensión del paisaje que la hembra puede visualizar desde el nido y de las posibilidades de ocultación del nido sobre el terreno (e.g., Lazarus y Symonds, 1992). El área visible desde el nido y su ocultación son determinantes para reducir el riesgo de depredación, una de las principales causas de fracaso reproductivo en aves (Baines, 1990; Henderson et al., 2003; Kaddour et al., 2005).

Es plausible que varios de los factores anteriores ligados a la selección del lugar de nidificación influyan en las avutardas, puesto que los mismos intervienen en la selección del hábitat durante la época no reproductora. Por ejemplo, se ha descrito que las Avutardas adultas evitan tanto los labrados y los eriales como los edificios y las carreteras (Lane et al., 2001), y que la topografía del terreno y el comportamiento social de la especie son determinantes en la selección del hábitat (Osborne et al., 2001). Además, existen factores adicionales que pueden influir en la localización del nido, como por ejemplo la filopatria (Alonso y Alonso, 1992; Alonso et al., 2000) y la atracción coespecífica (Alonso et al., 2004). El efecto de la atracción coespecífica en la distribución espacial de los nidos de Avutardas ya es conocida (Demeter, 1995). Este autor analizó las distancias entre nidos en dos poblaciones en Hungría y halló

que los nidos se localizaban cercanos unos de otros a distancias entre 90 y 700 metros en una población y de 100 a 1000 metros en la otra, y en general próximos a la zona de exhibición de los machos. En el centro peninsular se desconoce en qué medida la atracción coespecífica influye en la selección del lugar de nidificación.

Además de reducir el riesgo de fracaso de la puesta por molestias de origen humano o depredación, la localización del lugar de nidificación debe permitir el aporte de alimento en las primeras etapas de la cría (Watters et al., 2002; Amar et al., 2004), por lo que los nidos deberían localizarse en zonas en las que el alimento no sea escaso mientras el pollo sea incapaz de volar. En este contexto, la estructura agrícola del paisaje en las inmediaciones del nido podría determinar el éxito de cría y por tanto influir en la selección del lugar de nidificación. Debido a los cambios ocurridos en el paisaje agrícola y pseudo-estepario en el que viven las Avutardas (Suárez et al., 1997; Santos y Suárez, 2005), es necesario investigar las características del hábitat reproductivo de esta especie. En la Península Ibérica no se conocen bien los factores que influyen en la selección del lugar de nidificación y del área utilizada por los pollos durante las primeras semanas de vida.

El objetivo de este trabajo fue la caracterización de los lugares de nidificación de la Avutarda en el área de estudio, mediante aspectos geográficos, agrarios, intra-específicos y derivados de molestias humanas. Estas características se compararon entre una muestra de nidos de hembras marcadas y seguidas mediante radiotelemetría y dos muestras control seleccionadas en la misma área de estudio. Las muestras control se diferenciaron entre sí por la presencia o ausencia de avutardas. Las características del hábitat en los lugares con nidificación demostrada se compararon, por una parte, con el hábitat de otros lugares utilizados por las avutardas durante el ciclo anual, y por otra, con el hábitat de lugares no utilizados por las avutardas. Son numerosos los trabajos que comparan el hábitat utilizado con el no utilizado para describir las características que favorecen la presencia de aves (Lawler y Edwards, 2002a; Lawler y Edwards, 2002b; Brotons et al., 2004; Piorecky y Prescott, 2006). La información que se obtiene al comparar el hábitat de nidificación con el hábitat utilizado por los adultos durante todo el año es diferente a la que se obtiene al comparar con el hábitat no utilizado. En el primer caso se identifican los factores que favorecen la nidificación condicionada a la presencia de la especie. En el segundo caso se identifican los factores que favorecen la nidificación condicionada a la ausencia de la especie. Mediante comparaciones entre las tres muestras (nidos y doble control) es posible identificar las características específicas del lugar de nidificación con independencia de la presencia o ausencia de la especie. Tras caracterizar los lugares de nidificación y realizar comparaciones simples entre las tres muestras, se elabora un modelo discriminante multivariante para identificar las variables que permiten explicar la selección del lugar de nidificación.

Área de estudio

El área del estudio fue definida por un polígono de 76852 hectáreas localizado en el límite Noreste de la provincia de Madrid y suroeste con Guadalajara, que incluía los lugares en los que se comprobó la nidificación por radiotelemetría, así como otros hábitats disponibles para las avutardas, principalmente cultivos de cereal, de la Zona de Especial Protección de Aves *Estepas Cerealista de los Ríos Jarama y Henares* y su

entorno (ver figura 8.1 y Alonso et al., 2003). El área de estudio abarca un rango de altitudes medio de 740 ± 83 m. s.n.m., con algunas irregularidades como cauces de ríos y pequeñas colinas.

El área de este polígono contiene pueblos, tendidos eléctricos, caminos y carreteras, debido a su proximidad a Madrid. Cerca de 1000 avutardas viven en el interior del área de estudio (Alonso et al., 2003). En mayo y junio el área de estudio está mayoritariamente cubierta por campos crecidos del cereal (trigo *Triticum aestivum* y cebada *Hordeum spp* fundamentalmente), cuya cosecha se realiza generalmente entre la primera y la segunda semana del mes de julio. Hay otros cultivos menos abundantes como viñedos y olivares. Con mucha menor frecuencia que estos últimos, también podemos encontrar maíz (*Zea mays*), alfalfa (*Medicago sativa*) y veza (*Vicia spp.*).

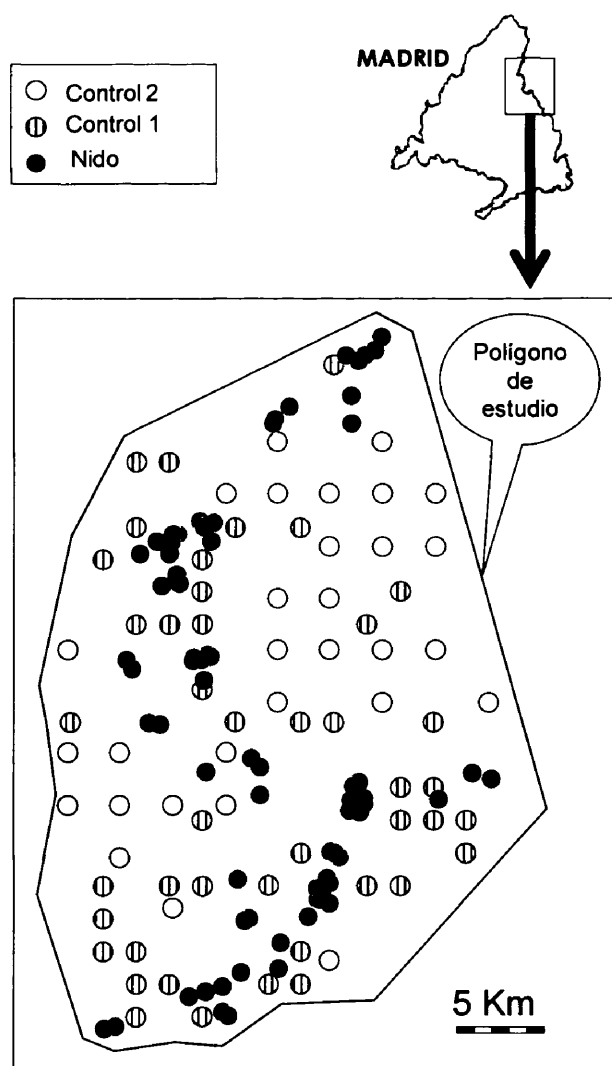


Figura 8.1. Esquema del área de estudio (polígono). Los círculos negros indican el área alrededor de los nidos, así como de los puntos control con y sin presencia de avutardas (círculos rayados y círculos vacíos, respectivamente) en los que se han medido las variables geográficas, agrícolas y de molestias humanas

Métodos

Localización de los nidos

Entre 1998 y 2003 se localizaron en el área de estudio 76 nidos, entre los meses de abril y mayo. El número de nidos localizados cada año fue 1, 2, 11, 14, 29 y 19. Para este estudio no se tuvieron en cuenta las puestas de reposición efectuadas por algunas hembras (4 puestas de reposición). En los análisis se utilizó un dato por hembra, promediando los valores de las variables medidas en cada uno de sus nidos cuando la misma hembra fue registrada nidificando dos o más años, por lo que el número inicial de 76 nidos se redujo a 42. La distribución del número de hembras en función del número de años en las que fueron localizadas fue la siguiente: los nidos de 19 hembras fueron localizados un solo año, 14 hembras fueron localizadas durante 2 años, siete hembras fueron localizadas 3 años y tan sólo en dos hembras conseguimos localizar su nido durante 4 años. El número de hembras capturadas a la edad adulta utilizadas para el estudio fue de 38, y tan sólo en 4 de las capturadas y marcadas de pollos se pudo localizar el lugar de nidificación durante los años siguientes al comienzo de la madurez sexual.

El menor tamaño de muestra de este estudio con respecto al capítulo anterior es consecuencia de la menor superficie comprendida en el polígono del presente estudio. El área excluye las zonas meridionales de Madrid como Seseña, Fuentidueña, Aranjuez y Camporeal, y también las localizaciones de hembras capturadas de pollos que, a pesar de haber nacido en Madrid, criaron en la provincia de Toledo.

Para encontrar los nidos se utilizó la radio-telemetría. Al visitar las parcelas con nido de hembras marcadas, siempre se vio a varias hembras en actitud de cría en las proximidades. Este dato indirecto fue corroborado en el mes de junio y julio, durante los controles previos a la captura de pollos, donde veíamos varias familias juntas en la misma área. En esta época, la madre permanece con los pollos todavía en las proximidades del nido. Debido a la vulnerabilidad de la especie, no se consideró oportuno hacer transectos en época de cría, por lo que no fue posible estimar la distribución de la mayoría de los nidos en el área de estudio, ni localizar un número suficiente de nidos de hembras no marcadas de un mismo lek, que nos hubiese permitido medir distancias entre nidos cercanos. No obstante, el método de marcaje sesgado hacia zonas con mayor número de pollos, junto con el elevado grado de filopatria en las hembras (Alonso et al., 1998; Alonso et al., 2000), produce que las observaciones de las hembras incluidas en los análisis se localicen en los lugares *preferidos* por las avutardas para la cría.

Observaciones y muestras control

Se han establecido dos controles en los que se midieron las mismas variables que en los lugares de nidificación. El primer control C₁ se estableció con una muestra de 44 círculos, distribuida de manera regular en lugares en los que se hubiese registrado la presencia de alguna avutarda adulta en los censos realizados entre 1995 y 2003 (7 censos en primavera y 22 censos realizados el resto del año). Con este control se pretende comparar los lugares de nidificación con otros en los que la presencia de

avutardas indicaba su posible adecuación para la especie. No se puede descartar la existencia de alguna hembra no marcada criando en el control C₁. El segundo control estuvo formado por 30 círculos situados en lugares en los que nunca se han observado avutardas (control C₂). En los lugares incluidos en el control C₂ tampoco se han encontrado nidos. En todos los casos se evitó que los círculos de las muestras control solapasen con los círculos de los nidos, por lo que algunos círculos de los controles fueron eliminados de la muestra (ver Figura 8.1 y Tabla 8.1).

Niveles de registro de la información

Las variables se midieron a dos niveles: (a) en el píxel (25 x 25 m, 0.06 ha) que contenía las coordenadas UTM del nido y de los controles se midieron las variables que recogen información de tipo paisajístico y el cálculo de distancias; (b) en un círculo de 500 m de radio (78.5 ha) alrededor de las coordenadas UTM del nido y de los controles se midieron las variables que ofrecen información de tipo social y agrícola.

El paisaje alrededor del nido se caracterizó en un área circular de 500 m de radio. Esta medida de 500 metros de radio fue elegida después de analizar la distancia de dispersión media de los pollos desde el nido, en su periodo inicial de dependencia materna (Apéndice 3; datos propios no publicados). La hembra y el pollo permanecen en los alrededores del nido hasta que el desarrollo del pollo les permite realizar pequeños vuelos. Por esa razón los círculos de 78.5 ha proporcionan información relevante en la selección del hábitat de nidificación, ya que las hembras deberían seleccionar un sitio adecuado no solamente para incubar los huevos, sino también para proteger y alimentar a los pollos hasta que sean capaces de volar junto a ellas.

Tabla 8.1. Estructura de la información analizada y distribución del número de casos en cada categoría que se utiliza en el texto para referirse a los grupos experimental y a los controles utilizados. El diseño distribuye los datos según una escala de paisaje y una escala poblacional. En la escala de paisaje hay dos categorías: “*punto*” referido a las coordenadas UTM, y “*círculo*”, referido al área circundante al *punto* en un radio de 500 m (78.5 ha). En la escala poblacional, los datos se distribuyen en lugares con presencia o ausencia de nido. A su vez, los lugares en los que no se ha constatado la presencia de una hembra nidificando se han clasificado en lugares con presencia o ausencia de avutardas adultas.

Nivel de paisaje	Área de estudio (polígono)			
	Lugares con nidos		lugares sin nidos	
	con avutardas	sin avutardas	con avutardas	sin avutardas
Punto	36	6	44	30
Círculo	36	6	44	30

Variables utilizadas

Para estudiar el hábitat de nidificación, agrupamos las variables en función del tipo de información aportada: geográfica, agrícola, infraestructuras y social (Figura 8.2). Otros factores que pueden influir en la localización del nido son el riesgo de depredación y la experiencia de la hembra. Estos dos factores no son analizados en este capítulo.

Los seis factores que pueden influir en la selección de un lugar para nidificar se consideran *independientes*, pese a que están interrelacionados en mayor o menor grado (Figura 8.2). El caso extremo lo presenta el factor *Sociabilidad*, que está influido por los tres factores básicos (geografía, uso agrícola e infraestructuras) en la misma medida que la propia selección de nido. Esta influencia impide que sea incluido en los análisis multivariantes como factor independiente al mismo nivel que los tres factores básicos. En menor grado, el uso agrícola puede estar determinado, tanto por características físicas del terreno (pendiente, orientación, etc.) como por la distancia a las infraestructuras (cercanía a los pueblos, facilidad de acceso, etc.).

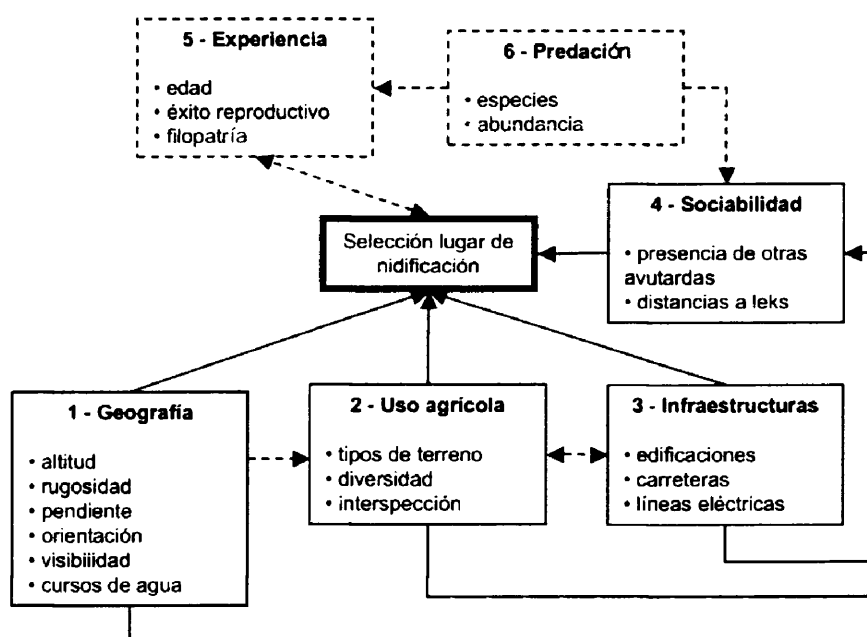


Figura 8.2. Diagrama de los grupos de variables que podrían influir en la selección del lugar de nidificación en la Avutarda. En este trabajo se analiza por separado el efecto de la geografía, el uso agrícola, las molestias humanas y la sociabilidad de la especie. La experiencia de la hembra no se analiza, aunque podría tener un efecto en la selección del lugar de nidificación. La depredación tampoco se analiza, por no existir información sobre cantidad y distribución de depredadores (zorros, rapaces, córvidos, etc.). Las líneas continuas indican las relaciones que se analizan en este trabajo o previamente estudiadas (Lane et al., 2001). Las líneas discontinuas indican relaciones esperadas pero no demostradas todavía en la Península Ibérica.

A continuación se describen cada una de las variables utilizadas en este capítulo.

1. Información geográfica

Estas variables informan sobre características del terreno como altitud, rugosidad, pendiente, orientación y cuenca visual calculada desde la vertical del nido a 1 m de altura. La fuente principal de información geográfica fue el mapa digital del terreno. Los cálculos de las variables geográficas fueron realizados con los programas ArcGIS 9 (Environmental Systems Research Institute Inc., 2005) o IDRISI32 (Clark Labs, 2000). El detalle de la información geográfica se produce en píxeles digitales que representan un cuadrado de 25 m de lado (0.0625 ha). En este estudio se investiga a escala local la selección del lugar de nidificación en relación a variables del paisaje. No se analiza la selección del lugar de nidificación a escala regional (i.e., cientos o miles de km). Tampoco se estudia a microescala (i.e., centímetros o metros alrededor del nido), ya que se prescindió de mediciones exactas desde el lugar en el que se colocan los huevos para no molestar a las aves durante la incubación.

Tabla 8.2. Variables utilizadas para la caracterización geográfica de los lugares de nidificación y de los controles

Variable	Unidades (rango)	Descripción
Localización	UTM	Coordenadas UTM del nido y de los controles C ₁ y C ₂
Altitud	metros (600-1500)	Altitud de la localización del nido y de los puntos control en relación al nivel del mar
Pendiente	% (0 - ∞)	Inclinación relativa del píxel en el que se localiza el nido y los puntos control
Orientación	grados (0-360)	Orientación de la pendiente de la parcela en la que se localiza el nido y los puntos control
Rugosidad	% (0 - ∞)	Rugosidad del píxel en la que se localiza el nido y los puntos control
Distancia a curso de agua	metros (0 - 2085)	Distancia mínima a cursos de agua del nido y los puntos control
Distancia visual	metros (50-195)	Distancia mínima al obstáculo visual más próximo (vaguada, promontorio, etc.) del nido y de los controles
Cuenca visual	ha (2 - 542)	Cuenca visual: área visible de forma continua desde la vertical del nido a 1 metro de altura hasta un máximo de 2000 metros, del nido y de los controles

La pendiente se calculó como la diferencia de altitudes entre píxeles contiguos y se expresó como porcentaje (cambio de altitud en metros por cada 100 m de distancia).

2. Información del uso agrícola

Las variables de tipo agrícola ofrecen información sobre los usos del terreno en la zona seleccionada para el estudio, tales como el número y estado de las parcelas en los alrededores del nido, diversidad de la superficie y coeficiente de interspección.

Durante el radioseguimiento de las hembras se registró el estado de la parcela en la que se localizaba el nido. Las parcelas se encontraban como labrado, siembra, barbecho, pasto y otros usos que fueron agrupados en “otros útiles” (olivos, viñedos, eriales, etc.) y “otros no útiles” (graveras, carreteras, arroyos, edificios...etc.). Las variables de uso agrícola han sido calculadas sobre un área de 78.5 ha alrededor de los nidos y los puntos control.

El número de parcelas en el círculo alrededor del nido se obtuvo mediante la información catastral y fotografías aéreas (ortofotos) a escala 1:10000, previo tratamiento informático con un sistema digital del terreno. La fecha de la información fotográfica (años 1998 y 1999) no coincidió en todos los casos con las fechas de seguimiento de las hembras, por lo que fue preciso calcular el estado de las parcelas según el número de años transcurridos entre la foto y el trabajo de campo, asumiendo que la práctica totalidad de las parcelas mantiene el régimen de *año y vez*. Dicha asunción fue validada mediante registro de los usos del terreno desde 1998 (datos propios no publicados). Gracias a este esfuerzo de trabajo de campo ha sido posible establecer que la mayoría del terreno (88-99%) se mantuvo en explotación continua en ciclo bianual (Apéndice 2), de manera que el estado de las parcelas se alterna entre labrados y siembras.

El coeficiente de interspección es el número de cambios de los usos del terreno, medido en el círculo de 500 m de radio alrededor del nido y de los puntos control. El coeficiente de interspección se midió en una distancia de 2000 metros, desglosada en dos segmentos perpendiculares de 1000 metros cada uno, en dirección N-S y O-E. Valores bajos de este coeficiente de interspección indican que los terrenos del mismo tipo suelen ser grandes o bien estar agrupados, por lo que hay un menor efecto borde entre ellos. Valores altos de este coeficiente indican una disgregación de los tipos de terreno, que favorece que unos tipos sean adyacentes a otros, aumentando el efecto borde entre ellos.

El coeficiente de diversidad es una medida relativa a la diversidad del terreno, o la abundancia proporcional de cada tipo de terreno dentro del paisaje. El índice de diversidad de Shannon, que es el que hemos utilizado para medir esta variable, está solo disponible a nivel paisajístico y es una medida relativa de diversidad del terreno. Este índice es igual a cero cuando hay un único tipo de terreno en el paisaje, e incrementa su valor a medida que los tipos de terrenos o su distribución proporcional aumenta (McGarigal y Marks, 1994). El índice de Shannon está calculado como el sumatorio del porcentaje de cada tipo de terreno en la superficie total de estudio, multiplicado por esa misma proporción transformada a logaritmo natural. El número de tipos de terreno es cinco (siembra, labrado, barbecho, pasto y otros terrenos útiles para la especie). La expresión matemática del índice es $H = -\sum (P_i \cdot \ln P_i)$, donde P_i representa la proporción de área cubierta por cada tipo de terreno.

Tabla 8.3. Variables de uso agrícola que caracterizan los alrededores del nido y de los puntos control. Todas las variables se midieron a nivel del círculo, excepto el tipo de terreno para nidificar, que se midió a nivel de parcela.

Variable	Unidades (rango)	Descripción
Terreno	-	Tipo de terreno utilizado para nidificar: siembra, labrado, barbecho, y otros terrenos (pastos, viñedos, olivares, eriales, vezas...)
Superficie	% (0-89)	Superficie agrícola relativa de cada tipo de terreno (siembra, labrado, barbecho, pasto, otros útiles)
Parcelas	- (5-236)	Número de parcelas en el círculo alrededor del nido y de los controles
Diversidad	- (0-1.47)	Índice H de diversidad de Shannon-Weaver. El índice combina la superficie de parcelas de cada tipo de terreno con el número de parcelas
Interspección	- (3 - 21)	Numero de cambios de tipo de terreno. Se calcula contando el número de cambios en los dos ejes principales (N-S y O-E) del círculo alrededor del nido y de los controles

3. Información de infraestructuras

Esta información fue utilizada para analizar la distancia establecida por las avutardas en la selección del lugar de nidificación con respecto a estructuras de origen humano tales como carreteras, líneas eléctricas y edificaciones. Las variables correspondientes al calculo de distancias, como ya hemos mencionado anteriormente, se midieron a nivel del píxel que contenía las coordenadas UTM del nido y de los controles (25 x 25 m, 0.06 Ha). Además se calculó el porcentaje del círculo ocupado por infraestructuras (casas, carreteras, caminos, etc.) y otros terrenos no útiles.

Tabla 8.4. Variables correspondientes a la distancia mínima desde el nido y los controles a las infraestructuras utilizadas para la caracterización geográfica de los lugares de nidificación y de los controles. Las distancias están medidas a nivel de punto y las superficies a nivel de círculo.

Variable	Unidades (rango)	Descripción
Edificaciones	metros (0 - 3225)	Distancia mínima a edificaciones (casas, pozos, ...), del nido y los puntos control
Carretera	metros (0 - 3183)	Distancia mínima a carreteras del nido y los puntos control
Líneas eléctricas	metros (25 - 11857)	Distancia mínima a tendidos eléctricos de alta tensión del nido y los puntos control
Infraestructuras	% (0 - 100)	Superficie relativa con infraestructuras y otros terrenos no útiles

4. Información de tipo social

Las variables de tipo social miden la distribución de avutardas en el área del estudio. Estas variables pueden tener un carácter de información sexual, como es la distancia al lek más próximo o al centroide de los tres leks más próximos. Otras variables con información intraespecífica pueden ser puramente sociales, sin contexto sexual o reproductivo, como son el tamaño de los bandos de avutarda de la zona o el número de bandos presentes en esa área durante la primavera o el resto del año.

La situación del nido relativa al lek más próximo se ha definido como la distancia de cada nido al centro del lek (véase la definición de *centro de lek* en el capítulo 2). La muestra de puntos C_1 están localizados en su mayoría en el interior de los leks. La muestra de puntos C_2 están por definición localizados en el exterior de los leks, en zonas en las que no se observan avutardas.

Las variables que informan de la distribución de avutardas en el área de estudio, como son el tamaño de bando y el número de bandos, se calcularon a partir de los datos procedentes de los censos realizados entre 1995 y 2003 (7 censos en primavera y 22 censos realizados el resto del año). De esta forma pudimos calcular el promedio del número de individuos que se encontraba situado dentro de los círculos de 500 m de radio ($N = 1257$ píxeles en cada círculo) dibujados alrededor de las UTM del nido y de los puntos control, durante la primavera o bien durante el resto del año. Esta diferenciación es conveniente debido a que la distribución de las avutardas difiere de manera importante durante la época reproductora y el resto del año.

Las variables de tipo social o poblacional se agruparon en dos categorías (variables *sexuales*: distancias a los leks; y *no sexuales*: tamaño de bando y número de bandos) con objeto de analizar su influencia en la selección del lugar de nidificación de manera separada.

Tabla 8.5. Variables sociales utilizadas para caracterizar el área alrededor del nido y de los controles. Las distancias se miden a nivel de punto y el número de avutardas a nivel de círculo.

Variable	Unidades (rango)	Descripción
Distancia al lek	km (0.20 – 17.95)	Distancia al centro del lek más cercano al nido o al control
Distancia al centroide	km (1.12 – 33.07)	Distancia al centroide de los 3 leks más cercanos al nido o al control
Tamaño de bando en primavera	- (0 – 34)	Número medio de individuos por bando en primavera en el círculo alrededor del nido y de los controles
Tamaño de bando el resto del año	- (0 – 48)	Número medio de individuos por bando el resto del año en el círculo alrededor del nido y de los controles
Bandos en primavera	- (0.00 – 3.14)	Número medio de bandos en primavera en el círculo alrededor del nido y de los controles
Bandos el resto del año	- (0.00 – 1.77)	Número medio de bandos el resto del año en el círculo alrededor del nido y de los controles

5. Experiencia

Las variables relacionadas con la experiencia de la hembra no han sido analizadas en este trabajo, aunque si serán motivo de estudio en próximos trabajos. El objetivo del presente estudio no es relacionar el hábitat con la productividad, sino describir el tipo de hábitat de nidificación.

6. Depredación

La falta de información sobre la abundancia y especies de depredadores de los nidos de avutarda (zorros, córvidos, jabalíes, etc.) no permitió explorar la influencia de los depredadores en la situación de los nidos, a pesar de que este factor puede estar relacionado con el éxito reproductor de la Avutarda (Farago et al., 2001; Langgemach y Bellebaum, 2005), y por tanto influir en la selección del lugar de nidificación. Los nidos de las Avutardas Hubaras, por ejemplo, están alejados de las zorreras (Yang et al., 2003).

Análisis estadísticos

Los análisis compararon las características del paisaje en los puntos sin presencia de avutardas (control C₂), en las localizaciones usadas por las avutardas durante todo el año (control C₁), y en las localizaciones utilizadas por las hembras para la nidificación (nidos).

La orientación del lugar de nidificación y su entorno (círculo de 0.5 km de radio) se calculó a partir de la pendiente del terreno (véase Tabla 8.2). El mismo procedimiento se aplicó para la muestra C_1 y C_2 . Con el conjunto de nidos y círculos control C_1 y C_2 se calculó el vector promedio de orientaciones (r), aplicando la prueba de Rayleigh (Batschelet, 1981) para comprobar si la orientación era estadísticamente significativa. Las orientaciones de los nidos y los controles C_1 y C_2 fueron comparadas con la prueba de Mardia-Watson-Wheeler (Batschelet, 1981).

Para estimar las diferencias de las variables obtenidas mediante ArcGIS, entre lugares de nidificación y zonas control, comparamos los valores medios con el valor del estadístico t de Student. Las variables fueron previamente transformadas para corregir el ajuste a la normalidad y homocedasticidad de sus distribuciones.

La selección del lugar de nidificación fue analizada mediante *General Discriminant Analysis* (GDA), seleccionando cada variable con el procedimiento por pasos *forward stepwise*. La regresión multivariante por pasos es uno de los análisis más frecuentes en estudios de selección de hábitat (pero véase Whittingham et al., 2006 para una crítica reciente de este análisis en estudios de ecología animal; Mallord et al., 2007). El análisis se realizó en dos fases: primero se examinó cada factor (geografía, agricultura, infraestructuras y sociabilidad) por separado, y segundo, se realizó un análisis final con los tres factores (geografía, agricultura e infraestructuras) combinados. El objetivo de este análisis combinado fue determinar la importancia relativa de las variables de cada factor en la selección del hábitat de nidificación.

Resultados

Descripción básica de las parcelas de nidificación

Setenta y nueve nidos fueron localizados en siembras, labrados y barbechos (Tabla 8.6). Las siembras y barbechos fueron altamente seleccionados para nidificar, mientras que los labrados fueron evitados y el resto de terrenos ignorados ($X^2 = 24.77$, g.l = 3, $p < 0.001$). El mismo resultado se obtuvo cuando la categoría “otros terrenos” se excluyó del análisis ($X^2 = 14.15$, g.l = 2, $p < 0.001$).

Tabla 8.6. Número de nidos observados y esperados en los tipos principales de terreno

Tipo de Terreno	Frecuencia relativa de nidos	
	observados	esperados †
Siembra	60	38
Labrado	12	29
Barbecho	7	2
Otros terrenos	0	10

† La frecuencia esperada de nidos es proporcional al porcentaje de superficie de cada tipo de terreno. Este porcentaje se estimó mediante mapas de parcelas (Tabla A.8.1 en el Apéndice 2)

Efectos simples del uso agrícola del terreno, las características geográficas, las infraestructuras y la presencia de avutardas en la selección del lugar de nidificación

1. Geografía

La altitud media en la que se situaron los nidos (Tabla 8.7) no difirió de manera significativa con las altitudes medias de las zonas control ($p > 0.05$). No se encontraron diferencias significativas de los valores de rugosidad entre los nidos y los controles ($p > 0.05$). La pendiente tampoco difirió de manera significativa ($p > 0.05$) con las pendientes de los controles.

Tabla 8.7. Descriptores geográficos en los lugares de nidificación y en los controles

Variable	Nidos			Control 1			Control 2		
	(n = 42)			(n = 44)			(n = 30)		
	media	±	DS	media	±	DS	media	±	DS
Altitud	728	±	76	708	±	66	717	±	74
Rugosidad	6.0	±	3.4	7.9	±	8.2	8.8	±	10.4
Pendiente	6.4	±	3.9	6.7	±	5.0	6.2	±	4.5
Orientación †	148	±	65	192	±	101 §	158	±	121 §
Distancia visual	81	±	20	90	±	28	73	±	21
Cuenca visual	127	±	101	86	±	100	124	±	125
Distancia a curso de agua	638	±	362	640	±	436	442	±	411

† Tamaños muestrales de 41, 39 y 28 para los nidos, controles C₁ y controles C₂ respectivamente.

§ La orientación en el control C₁ y C₂ no fue significativa (test de Rayleigh, ver detalles en el texto principal).

La distancia mínima entre el nido y el obstáculo visual más próximo (Tabla 8.7) no difirió de manera significativa de las distancias mínimas de los controles ($p > 0.05$). La cuenca visual de los nidos fue significativamente mayor que la de los puntos control C₁ y no difirió de la de los puntos control C₂. La distancia a cursos de agua no fue diferente entre los lugares de nidificación y los lugares control C₁ ($p > 0.05$), pero sí lo fue con respecto a los controles C₂ ($p=0.039$).

Los nidos estuvieron orientados a $148 \pm 65^\circ$ SE (Figura 8.3), mientras que las zonas con avutardas (C₁) y sin avutardas (C₂) no tuvieron una orientación significativa ($p > 0.05$).

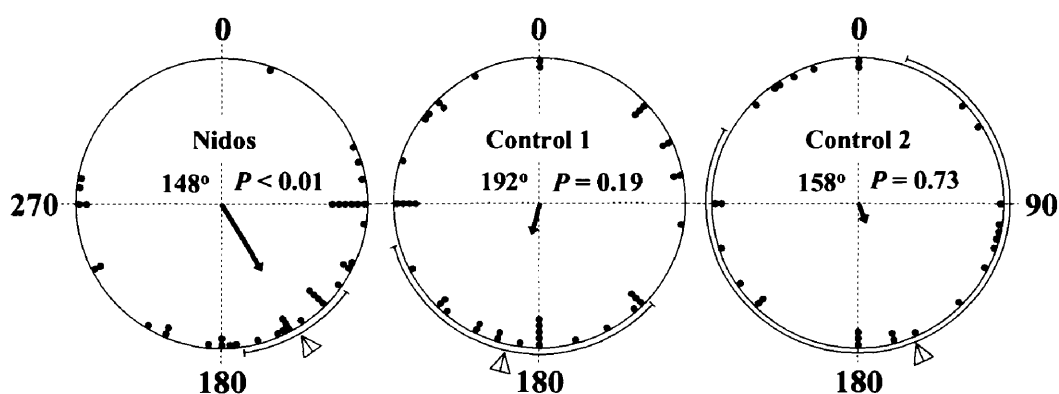


Figura 8.3. Diagrama circular de la orientación de las pendientes del terreno de nidificación y controles. Cada punto indica la orientación de la pendiente de una hembra nidificando y de los controles. La orientación media se muestra en el interior con una flecha y en el exterior con un triángulo. La dispersión se indica con la longitud de la flecha en el interior y con el intervalo (95%) en el exterior. La orientación promedio de los nidos fue 148° SE ($P < 0.01$, test de Rayleigh). Los controles no tuvieron orientación.

2. Uso agrícola

Los nidos se encontraron en zonas con mayor número de siembras que los controles ($p < 0.01$, Tabla 8.8). El número de labrados alrededor de los nidos, al igual que en las zonas con bandos de avutardas (C_1), fue superior ($p < 0.01$) que en los lugares no utilizados por las avutardas (C_2). No hubo diferencias significativas en el número de otros terrenos (Figura 8.4).

Tabla 8.8. Descriptores del uso agrícola en los alrededores de los nidos y de los controles

Variable	Nidos ($n = 42$)			Control 1 ($n = 44$)			Control 2 ($n = 30$)		
	media	±	SD	media	±	SD	media	±	SD
Siembra	41.8	±	20.5	29.5	±	23.4	26.8	±	23.3
Labrado	33.7	±	22.3	33.7	±	22.6	17.9	±	21.0
Barbecho	1.1	±	1.9	1.8	±	3.7	1.2	±	2.5
Pasto	0.2	±	1.3	0.0	±	0.0	0.1	±	0.5
Otros útiles	14.1	±	17.8	21.9	±	24.2	22.2	±	24.8
Parcelas	52	±	39	59	±	48	77	±	61
Diversidad	0.82	±	0.31	1.00	±	0.26	0.95	±	0.35
Interspección †	9.6	±	2.4	10.6	±	3.5	10.1	±	3.5

† El tamaño muestral en el control C_2 fue 25

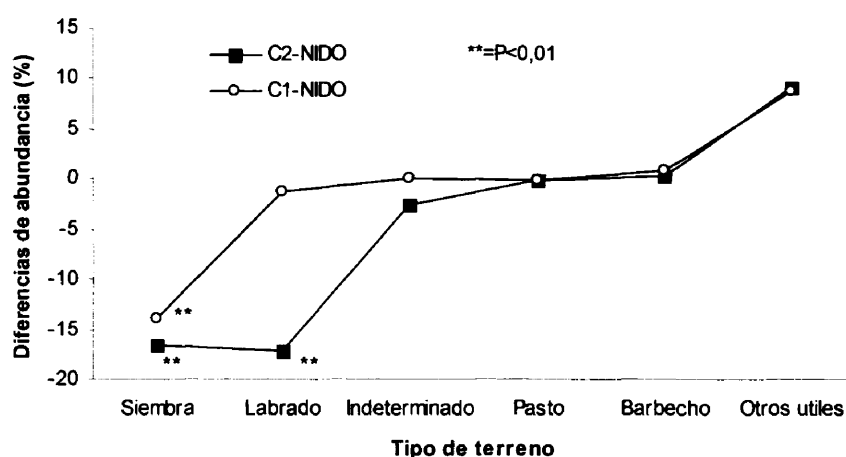


Figura 8.4. Diferencias de abundancia de los distintos tipos de terreno que se encontraron en el círculo de 500 metros de radio alrededor del nido y de las zonas control C₁ y C₂

El número de parcelas alrededor del nido no fue menor que en los controles, aunque existió una tendencia ($p < 0.10$) a que los nidos se situasen en zonas con parcelas de mayor tamaño, y por tanto, con menor número de ellas, cuando se comparan los nidos con el control C₂. La diversidad agrícola alrededor de los nidos fue menor que en otras zonas utilizadas por las avutardas (control C₁, $p < 0.01$). El coeficiente de interspección en los nidos no fue diferente al del calculado en los controles ($p > 0.05$).

3. Infraestructuras

Los nidos estuvieron más alejados de las edificaciones que los controles situados en zonas sin avutardas (control C₂, $p < 0.01$), pero no que los lugares con avutardas C₁. No hubo diferencias significativas en las distancias a carreteras o tendidos eléctricos entre los nidos y los controles ($p > 0.05$, Tabla 8.9), pero sí en la superficie dedicada a infraestructuras y terrenos no útiles para la especie, que fueron muy escasos en los alrededores de los nidos en comparación con los controles ($p < 0.01$).

Tabla 8.9. Distancias mínimas a infraestructuras y superficie conjunta (edificaciones, caminos, carreteras, otros terrenos no agrícolas) en los alrededores de los nidos y de los controles.

Variable	Nidos (n = 42)			Control 1 (n = 44)			Control 2 (n = 30)		
	media	±	SD	media	±	SD	media	±	SD
Edificaciones	1310	±	555	1252	±	760	874	±	793
Carretera	878	±	581	1017	±	767	874	±	793
Líneas eléctricas	2341	±	2791	1874	±	2136	2225	±	1985
Infraestructuras	4.4	±	4.9	10.4	±	14.9	31.6	±	27.8

4. Variables de tipo social

La distancia de los nidos al centro del lek próximo (Tabla 8.10) fue marginalmente inferior con respecto a la misma distancia en el control C_1 ($p = 0.074$). La distancia al centro del lek próximo en el control C_2 fue significativamente mayor ($p < 0.05$), lo que en gran parte se explica por la propia definición del control C_2 (véase Métodos). La distancia de los nidos al centroide de los tres leks próximos fue menor ($p < 0.01$) que en los dos controles C_1 y C_2 .

En primavera el tamaño medio de bando alrededor de los nidos fue mayor que en los puntos del control C_1 ($p < 0.05$). Fuera del período primaveral las diferencias de valores entre ambos grupos (nidos vs C_1) no fueron significativas. El número de bandos de avutardas durante la primavera y durante el resto del año no fue significativamente mayor ($p > 0.05$) alrededor de los nidos que alrededor de los lugares del control C_1 .

Tabla 8.10. Descriptores poblacionales en los lugares de nidificación y en los controles.

Variable	Nidos ($n = 42$)			Control 1 ($n = 44$)			Control 2 ($n = 30$)		
	media	±	SD	media	±	SD	media	±	SD
Distancia al lek próximo	4.5	±	4.5	5.1	±	3.2	5.7	±	3.2
Distancia al centroide de los tres leks más cercanos	7.1	±	5.4	15.7	±	6.6	13.2	±	8.1
Tamaño de bando en primavera	7.5	±	7.9	5.6	±	8.6	0.0	±	0.0 †
Tamaño de bando el resto del año	4.5	±	4.0	6.2	±	9.5	0.0	±	0.0 †
Bandos en primavera	0.5	±	0.6	0.4	±	0.6	0.0	±	0.0 †
Bandos el resto del año	0.4	±	0.4	0.3	±	0.4	0.0	±	0.0 †

† La muestra en el control C_2 incluye sólo lugares sin avutardas.

Efectos combinados de las características geográficas, el uso agrícola del terreno y las infraestructuras en la selección del lugar de nidificación

Las 25 variables analizadas por separado (Tablas 8.7 a 8.10) fueron distribuidas en factores independientes en función del tipo de información que contenían (geográfica, agrícola, infraestructuras y social). La comparación fue realizada (a) entre la zona con nidos y la zona con avutardas, que es la comparación con mayor interés biológico (control C_1); (b) entre la zona con nidos y las zonas sin avutardas (control C_2), de la que se espera que identifique las variables con mayor capacidad discriminadora; y (c) entre la zona con avutardas y sin avutardas (C_1 vs C_2), debido a que alguna de las variables que supuestamente discriminan las zonas con hembras nidificando podrían estar discriminando zonas utilizadas por las avutardas en su conjunto con independencia de que sean hembras nidificando o bandos.

a) Comparación entre zonas con nidos y zonas con avutardas (control C₁)

Entre las variables *geográficas*, los nidos se localizaron en lugares con mayor cuenca visual en comparación con los lugares con avutardas y sin nidos ($F_{(1,84)} = 8.89$, $p < 0.01$). Esta variable clasificó de manera correcta el 67% de los nidos y el 64% de los lugares con avutardas.

En el grupo que contiene variables de tipo *agrícola*, los nidos se localizaron en lugares con más superficie sembrada ($F_{(1,57)} = 5.06$, $p < 0.05$) y menor diversidad ($F_{(1,57)} = 4.54$, $p < 0.05$) que los lugares utilizados por los bandos de avutardas. Estas dos variables discriminaron de manera correcta el 93% los lugares con nidos y el 33% de los lugares con avutardas.

En el grupo de variables sobre *infraestructuras*, los nidos se localizaron en lugares con menor superficie dedicada a infraestructuras ($F_{(1,84)} = 7.62$, $p < 0.01$). Esta variable clasificó bien el 71% de los nidos y el 50% de los lugares con avutardas.

De las variables de tipo *social*, entre las que tenían un carácter sexual fue nuevamente la distancia a los tres leks mas cercanos al lugar de nidificación la que mejor discriminó entre zonas ($F_{(1,84)} = 53.19$, $p < 0.01$). Dentro de las variables sociales no sexuales, el número de bandos fuera de la estación reproductiva discriminó el 60% de los lugares con nido y el 77% de los lugares con avutardas ($F_{(1,84)} = 16.98$, $p < 0.01$).

El análisis conjunto de todas las variables de los tres tipos (*geográfico, agrícola e infraestructuras*) indicó que los nidos se localizaron en lugares con menor diversidad ($F_{(1,53)} = 4.41$, $p < 0.05$) y mayor cuenca visual ($F_{(1,53)} = 4.10$, $p < 0.05$) que los lugares con presencia de avutardas. Estas dos variables discriminaron de manera correcta el 93% los lugares con nidos y el 33% de los lugares con avutardas.

b) Comparación entre zonas con nidos y zonas sin avutardas (control C₂)

En el grupo de las variables de tipo *geográfico*, los nidos se localizaron más lejos de los cursos de agua ($F_{(1,70)} = 4.41$, $p = 0.039$) que los lugares sin avutardas. La distancia a cursos de agua permitió clasificar correctamente el 93% de los nidos y el 13% de los lugares sin avutardas.

En el grupo que contiene variables de tipo *agrícola*, los nidos se localizaron en lugares con más superficie labrada ($F_{(1,63)} = 16.68$, $p < 0.01$), sembrada ($F_{(1,63)} = 10.14$, $p < 0.01$), y con menor número de parcelas ($F_{(1,63)} = 12.10$, $p < 0.01$). Estas tres variables discriminaron de manera correcta el 93% los lugares con nidos y el 64% de los lugares sin avutardas.

En el grupo de variables sobre *infraestructuras*, los nidos se localizaron en lugares con menor superficie dedicada a infraestructuras ($F_{(1,70)} = 57.94$, $p < 0.001$). Esta variable clasificó bien el 93% de los nidos y el 67% de los lugares sin avutardas.

En cuanto a las variables de tipo *social*, dentro de las sexuales, los nidos se encontraron a menor distancia del centroide de los tres leks más cercanos ($F_{(1,70)} = 14.42$, $p < 0.001$). Las variables de tipo sexual clasificaron correctamente el 81% de los

nidos, frente al 50% de los lugares sin nidos. Con respecto a las variables no sexuales, nótese que no se realizó el análisis multivariante debido a que por definición no había avutardas en los controles C_2 .

Al analizar los factores *geografía, agricultura e infraestructuras* de manera conjunta, se comprobó que la menor superficie dedicada a infraestructuras ($F_{(1,60)} = 43.16$, $p < 0.01$), la mayor distancia a carreteras ($F_{(1,60)} = 7.72$, $p < 0.01$) y la mayor cuenca visual ($F_{(1,60)} = 6.46$, $p = 0.01$) permitieron discriminar el 98% de los lugares con nido y el 79% de los lugares sin avutardas.

c) Comparación entre zonas control con avutardas (C_1) y sin avutardas (C_2)

Entre las variables *geográficas*, las avutardas se localizaron en lugares con mayor distancia al obstáculo visual más próximo ($F_{(1,71)} = 6.83$, $p < 0.05$) y mayor distancia a cursos de agua ($F_{(1,71)} = 4.56$, $p < 0.05$). Estas variables clasificaron de manera correcta el 82% de los lugares con avutardas y el 37% de los lugares sin avutardas.

En el grupo que contiene variables de tipo *agrícola*, las avutardas se localizaron en lugares con mayor superficie labrada ($F_{(1,41)} = 8.54$, $p < 0.01$). Esta variable discriminó de manera correcta el 61% de los lugares con avutardas y el 76% de los lugares sin avutardas.

En el grupo de variables sobre *infraestructuras*, las avutardas se localizaron en lugares con menor superficie dedicada a infraestructuras ($F_{(1,72)} = 22.99$, $p < 0.01$). Esta variable clasificó bien el 86% de los lugares con avutardas y el 47% de los lugares sin avutardas.

Las variables de tipo *social* no se analizaron en esta comparación debido a que la presencia de avutardas fue utilizada para generar los grupos antes de los análisis.

El análisis conjunto de todas las variables de los tres tipos (*geográfico, agrícola e infraestructuras*) indica que las avutardas se localizaron en lugares con menor superficie con infraestructuras ($F_{(1,37)} = 13.85$, $p < 0.01$). Esta variable discriminó de manera correcta el 80% los lugares con avutardas y el 79% de los lugares sin avutardas.

Discusión

El resultado principal de este estudio fue que los nidos se localizaron principalmente en siembras orientadas al sureste, rodeadas de pocas infraestructuras y con baja diversidad agrícola. Esta última característica se asoció a una gran cantidad de terrenos sembrados (42%, Tabla 8.8). Además de estas características específicas, la selección del lugar de nidificación fue debida a características compartidas con la selección de hábitat de la propia especie (Lane et al., 2001), como fue la mayor distancia a edificios e infraestructuras en general. Sin embargo y a diferencia de los resultados obtenidos por Lane et al (2001), en este estudio sí se muestran diferencias

en los usos agrícolas del terreno en el hábitat de las avutardas en comparación con el hábitat de zonas que no son utilizadas por las avutardas. Este resultado se puso de manifiesto por el mayor porcentaje de terreno labrado en zonas con avutardas y con nidos, en comparación con las zonas sin avutardas.

A continuación se discuten en detalle los resultados obtenidos en este estudio.

1. Factor geográfico

Distancia visual y Cuenca visual

Los lugares de nidificación de las avutardas tuvieron una visibilidad mayor que la calculada para los bandos de avutardas (Tabla 8.7). Este resultado es coherente con la ventaja anti-depredadora que confiere el gregarismo, debido a que en los grupos la vigilancia suele ser constante por efecto acumulativo de la vigilancia individual (Brown, 1999; Pravosudov y Grubb, 1999; Robinette y Ha, 2001; Cassini y Fernandez-Juricic, 2003; Kaddour et al., 2005). Las avutardas integradas en bandos tienden a buscar muchas veces terrenos ondulados de poca visibilidad en los que reducir su detectabilidad ocultándose en los traslomes (obs. pers.). En especies como la Avutarda, en la que no existen colonias de cría ni se utilizan lugares inaccesibles para situar el nido, resulta ventajoso que la visibilidad desde el nido sea superior a la calculada para los lugares utilizados por los adultos no reproductores. Como se indicó en la Introducción de este capítulo, la selección de un lugar para nidificar depende, entre otras cosas, de la extensión del paisaje que la hembra puede visualizar desde el nido (e.g., Lazarus y Symonds, 1992). Con una amplia cuenca visual los depredadores pueden ser avistados antes de que ellos descubran la localización del nido (Götmark et al., 1995).

La ausencia de diferencias significativas de visibilidad con respecto a los lugares no utilizados por las avutardas sugiere que alguno de los factores citados en el inicio de esta Discusión (p. e., infraestructuras, siembras, etc.) pueden imponer que un lugar resulte inadecuado para la nidificación, a pesar de gozar de buena visibilidad. Otra explicación adicional es que el hábitat de cría no esté saturado, de manera que lugares subóptimos por la existencia de infraestructuras o molestias no sean utilizados. Esta segunda explicación asume que la distribución de los nidos se adecuó al paisaje de manera óptima, seleccionándose con preferencia aquellos lugares en los que las molestias son mínimas y los beneficios máximos (Bailey et al., 1998). Aunque la selección del lugar de nidificación en la avutarda podría ser óptima, es dudoso que se produzca mediante cambios del lugar de nidificación de un mismo individuo, pues es conocida la elevada filopatria de esta especie (Alonso et al., 2000) (ver también capítulo 2). Con independencia de cuál sea el mecanismo por el que se pueda alcanzar una distribución óptima de los nidos, y hasta que se demuestre dicho fenómeno, se deben considerar explicaciones alternativas. La más sencilla es que la selección del lugar de nidificación no sea óptima, sino que meramente satisfaga unos requisitos mínimos en cada intento de cría. Bajo esta hipótesis los lugares de nidificación se localizarían en zonas que reúnan las condiciones mínimas para desarrollar la puesta y cuidar de los pollos durante las primeras semanas. Los comportamientos *de cumplimiento de requisitos mínimos* (en inglés, *satisfying*) se han encontrado con anterioridad en el estudio del comportamiento animal (de Swardt, 1992; Nonacs y

Dill, 1993; Carmel y Ben-Haim, 2005; van Gils et al., 2005; Nolet et al., 2006) y presentan una relación asintótica entre el beneficio obtenido por una decisión (i.e., número de pollos de avutarda que sobreviven en septiembre) y el rango de una o varias condiciones independientes (molestias, infraestructuras, alimento o depredación, por ejemplo). Es evidente que a partir de un nivel crítico de molestias, infraestructuras, alimento o depredación, el éxito de la cría no se puede mejorar, debido a que está limitado por el número de huevos. En este capítulo no se analiza el éxito de la cría, por lo que los resultados obtenidos no permiten discriminar si las avutardas optimizan o satisfacen sus necesidades cuando seleccionan el lugar de nidificación. Ambas hipótesis son compatibles en alguna medida, puesto que la optimización del comportamiento se observa con más frecuencia cuanto menos abundante es el recurso en relación a la necesidad que hay del mismo (Krebs y McCleery, 1984; Stephens y Krebs, 1986; Kenward et al., 2004). Si el hábitat de nidificación no se encuentra saturado, es posible que la selección del lugar de nidificación no sea óptima.

Rugosidad

Además de mayor visibilidad, las aves que nidifican en el suelo seleccionan terrenos planos de poca rugosidad, porque los terrenos ondulados dificultan el avistamiento de depredadores antes de que se acerquen al nido desde cualquier dirección (Whittingham et al., 2002). En nuestro trabajo, sin embargo, la rugosidad del terreno de nidificación no fue significativamente diferente que los terrenos con avutardas o sin avutardas, a pesar de la aparente tendencia que se ofrece en los valores medios mostrados en la Tabla 8.7. Es posible que el tamaño del píxel utilizado sea excesivo para identificar el efecto de la rugosidad en la selección del lugar de nidificación.

Altitud-Pendiente-Rugosidad

Pocos son los estudios que han analizado las preferencias sobre terrenos lisos o ligeramente ondulados de las Avutardas (Alonso et al., 1990; Onrubia et al., 2000). En nuestro estudio el análisis de los datos indicó que, a pesar de no haber diferencias significativas, sí se aprecia una tendencia de las hembras por seleccionar para nidificar lugares con menor rugosidad media que los frecuentados el resto del año, lo que se puede interpretar nuevamente como un intento de maximizar la superficie visual desde el nido. Este resultado coincide con el trabajo sobre nidificación de Avutardas Hubaras realizado por Yang et al (2003), en el que los nidos se situaron en zonas llanas y con gran visibilidad.

En cuanto al rango de altitudes, cabe señalar que las avutardas de la Comunidad de Madrid se distribuyen en terrenos poco variables y con altitudes que se sitúan alrededor de los 800 m, con preferencia por lugares llanos y abiertos (Osborne et al., 2001). La zona de estudio se encuentra situada entre los ríos Jarama y Henares, ocupando un rango de altitudes que oscila en torno a los 700 m s.n.m. No se encontraron diferencias entre la altitud promedio de los nidos, los lugares utilizados por las avutardas y los no utilizados.

Orientación

Las Avutardas, de manera similar a las Hubaras (Yang et al., 2003), situaron los nidos en lugares relativamente llanos (obs. pers.), aunque el cálculo de la pendiente media en los píxeles circundantes fue del 6%. En conjunto, las pendientes de los nidos estuvieron orientadas al SE, lo que indica una preferencia de las hembras por lugares más resguardados de los vientos del Norte, y con mayor grado de insolación que evite el enfriamiento de los huevos en un periodo crítico como es la incubación. La ausencia de dirección en los bandos se explica por la movilidad de los mismos, que pueden moverse sin restricciones y cuyas orientaciones además no se distinguieron de la orientación de los lugares sin avutardas.

Distancia a cursos de agua

Los nidos, al igual que los lugares utilizados por las avutardas el resto del año, se localizaron a distancias mayores de los cursos de agua que las zonas sin avutardas. Este efecto de alejamiento responde al carácter estepario de la especie. Además, los terrenos próximos a cauces de agua generalmente están dedicados a cultivos de regadío y huertas, en el caso de pertenecer a terreno agrícola la zona próxima al arroyo o río, o bien, superficies ocupadas por bosques y matorral en el caso de cursos de agua con mayor caudal como los ríos.

2. Factor agrícola

Superficie de siembra, labrado y barbecho

Las avutardas nidificaron en las siembras y los barbechos, confirmando resultados similares obtenidos en Portugal (Morgado y Moreira, 2000). La elevada superficie de terreno sembrado alrededor del nido (42%), refleja la conveniencia de las siembras (vegetación elevada y densa) como factor de protección frente a depredadores (Farago et al., 2001), así como la favorable termorregulación que ofrece en comparación con la vegetación esteparia tradicional o con otros terrenos agrícolas (Farago, 1986). Otro de los beneficios obtenidos por la mayor superficie de siembra alrededor del nido es la disponibilidad de Ortópteros y otros invertebrados presentes en estas parcelas en los meses de verano, cuando se han convertido en rastrojos tras ser cosechadas. Las parcelas de rastrojo facilitan la alimentación de los pollos (Farago et al., 2001). El régimen alimentario de los adultos es vegetariano durante casi todo el año, aumentando de forma notable en verano el consumo de insectos, Ortópteros fundamentalmente (Gewalt, 1959; Glutz et al., 1973; Palacios et al., 1975; Sterbetz, 1980; Ena et al., 1985), mientras que los pollos recién nacidos se alimentan casi exclusivamente de insectos durante las primeras semanas de vida (Farago, 1988).

La selección de los barbechos para nidificar (Tabla 8.6) debería implicar una mayor superficie de este terreno en los nidos con respecto a las zonas sin avutardas, resultado que no se ha encontrado (Tabla 8.8). Posiblemente la presencia de infraestructuras en los lugares sin avutardas impide la nidificación y uso durante el resto del año de los barbechos.

En el conjunto del ciclo anual, las avutardas seleccionaron lugares fundamentalmente agrícolas, con parcelas labradas y sembradas, a diferencia de las zonas sin avutardas en las que ambos tipos de terreno fueron menos abundantes. Nuestros resultados confirman los estudios previos en los que se describe la especie como típica de paisajes agrícolas (Osborne et al., 2001).

Diversidad y heterogeneidad de los alrededores del nido

Los alrededores de los nidos tuvieron una diversidad menor que los lugares utilizados por las avutardas durante el resto del año. Este resultado probablemente es debido a que el riesgo de la depredación es mayor en áreas heterogéneas con parcelas pequeñas en distinto estado de labor, que en aquellas que se encuentran en el mismo estado, formando una gran parcela, donde la separación entre parcelas es prácticamente inapreciable. El hábitat heterogéneo aumenta el efecto de bordes (Koivula et al., 1993; Chalfoun et al., 2002; pero vease Storch, 2002 y), mientras que en paisajes homogéneos el riesgo de depredación de nidos disminuye con la distancia a los bordes del área de nidificación. En contra de este razonamiento no se observó que el número de cambios de parcelas fuera también menor en los alrededores de los nidos, lo cual resta robustez al argumento de que la localización de los nidos fuese debida a la reducción del riesgo de depredación como causa principal. Alternativamente, la explicación pudiera ser que la presión de los depredadores no fuese elevada. La ausencia de información sobre la abundancia de depredadores no permite esclarecer este aspecto con los datos recogidos.

3. Infraestructuras

El desarrollo humano impone la presencia de edificaciones y otras infraestructuras que resultan perniciosas para la reproducción de diversas especies de aves silvestres (ver Lance et al., 1988 y otras referencias citadas en la introducción). Las Avutardas son especialmente sensibles a las molestias en sus puestas (obs. pers.), por lo que es lógico que eviten lugares con mayor probabilidad de actividad humana, como son los caminos, carreteras y, sobre todo, edificaciones. La superficie que ocupaban el conjunto de estas y otras infraestructuras en las cercanías de los nidos fue determinante para discriminar si el hábitat contenía un nido (Tabla 8.9).

Este efecto pernicioso también se observó al comparar las zonas con avutardas (control C₁) con las zonas sin avutardas (control C₂). Los requerimientos de hábitat para que una zona tenga avutardas ya fueron identificados por Lane et al. (2001) cuando analizaron la selección del hábitat de la especie durante la época no reproductora, así como por Osborne et al. (2001), que analizaron, a escala paisajística, la presencia de avutardas alrededor de Madrid, poniendo de manifiesto los efectos negativos producidos por las infraestructuras y las molestias humanas. Las avutardas tienden a evitar los lugares con mayor tránsito de personas y vehículos en cualquier época del año. Lane y colaboradores constataron la ausencia de bandos en un perímetro de 1 km alrededor de pueblos y de carreteras muy transitadas. Las hembras aumentan esta aversión en la época de nidificación y cría (1.3 km., Tabla 8.9). Además de identificar la distancia promedio a la que se sitúan los nidos con respecto a edificaciones, en este trabajo se cuantifica por primera vez la superficie con infraestructuras en los alrededores de los nidos (4.4% en 500 m del nido frente a

31.6% de la zonas sin nidos ni avutardas), lo que podría tener aplicaciones importantes para identificar los lugares potenciales de nidificación.

4. Factor social

Tamaño de bando-Número de bandos

La presencia de avutardas no influyó en la localización del nido a una escala inferior a 500 m. La fidelidad hacia el lugar de nidificación en esta especie (ver capítulo 2) puede determinar que la presencia de otras avutardas no afecte a la situación del nido, al menos en el rango de abundancia de individuos observado en este estudio. Alternativamente, sería posible que algunos de los factores que determinan la localización del nido también influyan en la presencia de otras avutardas durante el resto del año. Ambos razonamientos explicarían que el número de individuos no difiriese entre los nidos y otras zonas con avutardas.

Distancia al lek próximo y al centroide de los tres leks más cercanos

A una escala superior a los 500 m alrededor del nido sí se detectó un efecto positivo de la presencia de otras avutardas, puesto que los nidos se situaron más cerca de los leks donde las hembras copularon que el resto de lugares, tanto si dichos lugares contaban con presencia de avutardas como si no (Tabla 8.10). Este resultado confirma el obtenido en Villafáfila y en Portugal, donde las hembras acuden al lek más próximo con respecto al lugar en el que nidifican (Alonso et al., 2000; Morgado y Moreira, 2000). Los patrones de establecimiento de esta especie quizás estén determinados no sólo por la distancia al lek de cópula, sino también por la presencia de coespecíficos, y en menor medida por las características del hábitat (Alonso et al., 2004).

Resultados del análisis multivariante

El análisis conjunto de las variables geográficas, agrícolas y de infraestructuras sobre la localización del nido puso de manifiesto que el riesgo de depredación y las molestias fueron las causas más importantes para la selección del lugar de nidificación. Por ejemplo, los nidos se situaron siempre en lugares con mayor visibilidad. Además, los lugares de nidificación tuvieron menor diversidad agrícola que el resto de zonas con avutardas y estuvieron más alejados de las edificaciones y otras infraestructuras que las zonas sin avutardas.

Tanto la visibilidad como la diversidad agrícola están asociadas al riesgo de depredación, por lo que es razonable interpretar que la localización de los nidos se diferenció de la localización de los bandos principalmente por un intento de reducir el riesgo de depredación. En general, la abundancia de nidos se relaciona negativamente con la abundancia de depredadores (por ejemplo: Tryjanowski y Simek, 2005).

El pequeño porcentaje de clasificación correcta de lugares con avutardas (33%) en comparación con el elevado porcentaje de clasificación correcta de nidos (93%) y de lugares sin avutardas (79%), se explica por dos razones. Primero, el hábitat de nidificación puede no estar saturado y por tanto existir lugares adecuados

para criar que, sin embargo, no son utilizados. Segundo, algunos de los lugares que el análisis estadístico clasificó como adecuados para nidificar pudieron tener nidos de hembras no marcadas que han pasado inadvertidos durante nuestro estudio. Con los datos disponibles sólo podemos concluir que ambas interpretaciones pueden ser correctas, pues desconocemos cuántas hembras no marcadas criaron en los círculos control C_1 y si el hábitat estuvo saturado para la nidificación. También desconocemos cuántas hembras criaron en los lugares sin avutardas (control C_2), pero el porcentaje de clasificación correcta (79%) sugiere que debieron ser escasos. Tanto más escasos cuanto que esos lugares estuvieron más próximos a las edificaciones y tuvieron mayor superficie de terreno con infraestructuras. La argumentación de que el hábitat de nidificación no estuvo saturado ya fue utilizada por Lane et al. (2001) para explicar la selección de hábitat durante todo el ciclo anual, y ahora no disponemos de información que aconseje cambiar este argumento.

Todas estas evidencias nos indican que los lugares de nidificación forman parte de un “complejo reproductivo” que incluye no sólo las áreas utilizadas para la exhibición y apareamiento de los machos y hembras en primavera, sino también lugares próximos al lek con características ambientales adecuadas para la especie, y que presentan un recurso utilizado por las hembras en la época de cría. Por lo tanto, si quisiéramos conservar esta especie en el centro peninsular sería necesario gestionar todo este complejo de manera conjunta y mantenerlo libre de la presencia de infraestructuras, ya que, como pone de manifiesto este trabajo, la cantidad de infraestructuras -incluyendo urbanizaciones- es una de las variables más importantes que afecta tanto a las hembras en la época de cría, como a la presencia de bandos no reproductores.

Bibliografía

- Alonso, J. C., Alonso, J., Hellmich, J., Lucio, A. J., Martín, E., Naveso, M. A. y Purroy, F. J. 1990. *Parámetros demográficos, selección de habitat y distribución de la avutarda (Otis tarda) en tres regiones españolas*. Madrid: ICONA.
- Alonso, J. C. y Alonso, J. A. 1992. Male-biased dispersal in the great bustard *Otis tarda*. *Ornis Scandinavica*, 23: 81-88.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Alonso, J. A., Palacín, C., Magaña, M. y Lane, S. J. 2004. Distribution dynamics of a great bustard metapopulation throughout a decade: influence of conspecific attraction and recruitment. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1659-1674.
- Alonso, J. C., Martín, C. A., Palacín, C., Magaña, M. y Martín, B. 2003. Distribution, size and recent trends of the great bustard *Otis tarda* population in Madrid region, Spain. *Ardeola*, 50: 21-29.
- Alonso, J. C., Martín, E., Alonso, J. A. y Morales, M. B. 1998. Proximate and ultimate causes of natal dispersal in the great bustard *Otis tarda*. *Behavioral Ecology*, 9: 243-252.
- Alonso, J. C., Morales, M. B. y Alonso, J. A. 2000. Partial migration, and lek and nesting area fidelity in female great bustards. *Condor*, 102: 127-136.

- Amar, A., Arroyo, B., Redpath, S. y Thirgood, S. 2004. Habitat predicts losses of red grouse to individual hen harriers. *Journal of Applied Ecology*, 41: 305-314.
- Arroyo, B., Garcia, J. T. y Bretagnolle, V. 2002. Conservation of the Montagu's harrier (*Circus pygargus*) in agricultural areas. *Animal Conservation*, 5: 283-290.
- Bailey, T. A., John, A., Mensah Brown, E. P., Garner, A., Samour, J. y Raza, H. 1998. Drug metabolizing enzyme systems in the houbara bustard (*Chlamydotis undulata*). *Comparative Biochemistry and Physiology C Pharmacology Toxicology and Endocrinology*, 3: 365-372.
- Baines, D. 1990. The roles of predation, food and agricultural practice in determining the breeding success of the Lapwing (*Vanellus-Vanellus*) on upland grasslands. *Journal of Animal Ecology*, 59: 915-929.
- Batschelet, E. 1981. *Circular Statistics in Biology*. New York: Academic Press.
- Brotons, L. y Herrando, S. 2001. Reduced bird occurrence in pine forest fragments associated with road proximity in a Mediterranean agricultural area. *Landscape and Urban Planning*, 57: 77-89.
- Brotons, L., Thuiller, W., Araujo, M. B. y Hirzel, A. H. 2004. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability. *Ecography*, 27: 437-448.
- Brown, J. S. 1999. Vigilance, patch use and habitat selection: foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research*, 1: 49-71.
- Carmel, Y. y Ben-Haim, Y. 2005. Info-gap robust-satisficing model of foraging behavior: do foragers optimize or satisfice? *American Naturalist*, 166: 633-641.
- Cassini, M. H. y Fernandez-Juricic, E. 2003. Costs and benefits of joining South American sea lion breeding groups: testing the assumptions of a model of female breeding dispersion. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 81: 1154-1160.
- Clark University. 2000. Idrisi32. 32.05. Worcester.
- Collar, N. J. 1996. Family Otidae (Bustards). In: *Handbook of the Birds of the World* (del Hoyo, J., Elliot, A. y Sargatal, J., Editores), pp. 240-273. Barcelona: Lynx edicions.
- Chalfoun, A. D., Thompson, F. R., III y Ratnaswamy, M. J. 2002. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology*, 16: 306-318.
- de Swardt, D. H. 1992. A behaviour study of the black korhann *Eupodotis afraoides*. *Navorsinge van die Nasionale Museum*, 8: 237-257.
- Demeter, L. 1995. The spatial distribution of great bustard (*Otis tarda*) nests in relation to solitary males in eastern Hungary. *Aquila a Madartani Intezet Evkonyve*, 102: 53-60.
- Ena, V., Lucio, A. y Purroy, F. J. 1985. The great bustard in Leon, Spain. *Bustard Studies*: 2.
- Ena, V., Martínez, A. y Thomas, D. H. 1987. Breeding success of the great bustard *Otis tarda* in Zamora Province, Spain, in 1984. *Ibis*, 129: 364-370.
2005. ArcGIS Geostatistical Analysis and ArcGIS Spatial Analysis. 9.0. Redlands, California.
- Farago, S. 1986. Investigations on the nesting ecology of the great bustard (*Otis t. tarda* L., 1758) in the Devavanya nature conservation district. I Comparative studies of microclimate. *Aquila*, 92: 133-173.

- Farago, S. 1987. The role of vegetation in the spreading and hatching biology of bustard (*Otis tarda* Linne, 1758) in Hungary. *Erdeszeti es Faipari Tudomanyos Kozlemenyek*, 2: 177-213.
- Farago, S. 1988. Investigations on breeding ecology of great bustard (*Otis tarda*) in the Devavanya Nature Conservation District. 2. Comparative study of food availability. *Aquila*, 95: 123-141.
- Farago, S., Giczi, F. y Wurm, H. 2001. Management for the great bustard (*Otis tarda*) in western Hungary. *Game and Wildlife Science*, 18: 171-181.
- Foppen, R. y Reijnen, R. 1994. The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. 2. Breeding dispersal of male willow warblers (*Phylloscopus trochilus*) in relation to the proximity of a highway. *Journal of Applied Ecology*, 31: 95-101.
- Gewalt, W. 1959. *Die Grosstrappe*. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.
- Glutz, U. N., Bauer, K. M. y Bezzel, E. 1973. *Handbuch der Vögel Mitteleuropas*. Frankfurt A.M.: Akademische Verlagsgesellschaft.
- Gonzalez, L. M., Arroyo, B. E., Margalida, A., Sanchez, R. y Oria, J. 2006. Effect of human activities on the behaviour of breeding Spanish imperial eagles (*Aquila adalberti*): management implications for the conservation of a threatened species. *Animal Conservation*, 9: 85-93.
- Götmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O. C. y Bergkvist, J. 1995. Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *Journal of Avian Biology*, 26: 305-312.
- Henderson, B. A., Collins, N., Morgan, G. E. y Vaillancourt, A. 2003. Sexual size dimorphism of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60.
- Kaddour, K. B., El Mouden, E. H., Slimani, T., Lagarde, F. y Bonnet, X. 2005. Sexual dimorphism, growth and maturation patterns of *Testudo g. graeca* in the central Jbilet, Morocco. *Revue d'Ecologie la Terre et la Vie*, 60.
- Kenward, B., Rutz, C., Weir, A. A. S., Chappell, J. y Kacelnik, A. 2004. Morphology and sexual dimorphism of the New Caledonian Crow *Corvus moneduloides*, with notes on its behaviour and ecology. *Ibis*, 146: 652-660.
- Koivula, K., Lahti, K., Orell, M. y Rytönen, S. 1993. Prior residency as a key determinant of social dominance in the willow tit (*Parus montanus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33: 283-287.
- Krebs, J. R. y McCleery, R. H. 1984. Optimization in behavioural ecology. In: *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (Krebs, J. R. y Davies, N. B., Editores), pp. 91-121. Sunderland: Sinauer Associates.
- Kuitunen, M. T., Viljanen, J., Rossi, E. y Stenroos, A. 2003. Impact of busy roads on breeding success in pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Environmental Management*, 31: 79-85.
- Lance, D. R., Odell, T. M., Mastro, V. C. y Schwalbe, C. P. 1988. Temperature mediated programming of activity rhythms in male gypsy moths (Lepidoptera: Lymantriidae): implications for the sterile male technique. *Environmental Entomology*, 17: 649-653.
- Lane, S. J., Alonso, J. C. y Martín, C. A. 2001. Habitat preferences of great bustard *Otis tarda* flocks in the arable steppes of central Spain: Are potentially suitable areas unoccupied? *Journal of Applied Ecology*, 38: 193-203.
- Langgemach, T. y Bellebaum, J. 2005. Predation and the conservation of ground-breeding birds in Germany. *Vogelwelt*, 126: 259-298.

- Lawler, J. J. y Edwards, T. C., Jr. 2002a. Composition of cavity-nesting bird communities in montane aspen woodland fragments: The roles of landscape context and forest structure. *Condor*, 104: 890-896.
- Lawler, J. J. y Edwards, T. C., Jr. 2002b. Landscape patterns as habitat predictors: building and testing models for cavity-nesting birds in the Uinta Mountains of Utah, U.S.A. *Landscape Ecology*, 17: 233-245.
- Lazarus, J. y Symonds, M. 1992. Contrasting effects of protective and obstructive cover on avian vigilance. *Animal Behaviour*, 43: 519-521.
- Linnell, J. D. C. y Andersen, R. 1998. Territorial fidelity and tenure in roe deer bucks. *Acta Theriologica*, 43: 67-75.
- Mallord, J. W., Dolman, P. M., Brown, A. F. y Sutherland, W. J. 2007. Linking recreational disturbance to population size in a ground-nesting passerine. *Journal of Applied Ecology*, 44: 185-195.
- Forest Science Department, Oregon State University. 1994. Fragstats. Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. 2.0. Corvallis.
- Morgado, R. y Moreira, F. 2000. Seasonal population dynamics, nest site selection, sex ratio and clutch size of the great bustard *Otis tarda* in two adjacent lekking areas. *Ardeola*, 47: 237-246.
- Nolet, B. A., Gyimesi, A. y Klaassen, R. H. G. 2006. Prediction of bird-day carrying capacity on a staging site: a test of depletion models. *Journal of Animal Ecology*, 75: 1285-1292.
- Nonacs, P. y Dill, L. M. 1993. Is satisficing an alternative to optimal foraging theory. *Oikos*, 67: 371-375.
- Onrubia, A., Saenz de Buruaga, M., Osborne, P., Baglione, V., Purroy, F. J., Lucio, A. J. y Campos, M. A. 2000. Situación de la avutarda común (*Otis tarda*) en Navarra y algunos datos sobre su reproducción y mortalidad. Status of the great bustard (*Otis tarda*) in Navarra (Spain) and data on its breeding and mortality. *Anuario Ornitológico de Navarra*, 5: 26-34.
- Osborne, P. E., Alonso, J. C. y Bryant, R. G. 2001. Modelling landscape-scale habitat use using GIS and remote sensing: A case study with great bustards. *Journal of Applied Ecology*, 38: 458-471.
- Palacios, F., Garzón, J. y Castroviejo, J. 1975. La alimentación de la avutarda (*Otis tarda*) en España, especialmente en primavera. *Ardeola*, 21: 347-406.
- Piorecky, M. D. y Prescott, D. R. C. 2006. Multiple spatial scale logistic and autologistic habitat selection models for northern pygmy owls, along the eastern slopes of Alberta's Rocky Mountains. *Biological Conservation*, 129: 360-371.
- Pravosudov, V. V. y Grubb, T. C. 1999. Effects of dominance on vigilance in avian social groups. *Auk*, 116: 241-246.
- Reijnen, R. y Foppen, R. 1994. The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. 1. Evidence of reduced habitat quality for willow warblers (*Phylloscopus trochilus*) breeding close to a highway. *Journal of Applied Ecology*, 31: 85-94.
- Reijnen, R. y Foppen, R. 1995. The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. 4. Influence of population size on the reduction of density close to a highway. *Journal of Applied Ecology*, 32: 481-491.
- Reijnen, R., Foppen, R., ter Braak, C. y Thissen, J. 1995. The effects of car traffic on breeding bird populations in woodland. 3. Reduction of density in relation to the proximity of main roads. *Journal of Applied Ecology*, 32: 187-202.

- Robinette, R. L. y Ha, J. C. 2001. Social and ecological factors influencing vigilance by northwestern crows, *Corvus caurinus*. *Animal Behaviour*, 62: 447-452.
- Ruhlen, T. D., Abbott, S., Stenzel, L. E. y Page, G. W. 2003. Evidence that human disturbance reduces snowy plover chick survival. *Journal of Field Ornithology*, 74: 300-304.
- Santos, T. y Suárez, F. 2005. Biogeography and population trends of Iberian steppe birds. In: *Ecology and conservation of steppe-land birds* (Bota, G., Morales, M. B., Mañosa, S. y Camprodon, J., Editores), pp. 69-102. Barcelona: Lynx edicions y Centro Tecnológico y Forestal de Catalunya.
- Stephens, D. W. y Krebs, J. R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Sterbetz, I. 1980. Investigations into the nutrition of the great bustard (*Otus t. tarda* L.) in the winter aspect of 1977/78. *Aquila*, 86: 93-100.
- Storch, I. 2002. On spatial resolution in habitat models: Can small-scale forest structure explain capercaillie numbers? - art. no. 6. *Conservation Ecology*, 6: 6-6.
- Suárez, F., Naveso, M. A. y de Juana, E. 1997. Farming in the drylands of Spain: birds of the pseudosteppes. In: *Farming and birds in Europe. The Common Agricultural Policy and its implications for bird conservation* (Pain, D. J. y Pienkowski, M. W., Editores), pp. 79-116. San Diego, California: Academic Press.
- Thorington, K. K. y Bowman, R. 2003. Predation rate on artificial nests increases with human housing density in suburban habitats. *Ecography*, 26: 188-196.
- Trimper, P. G., Standen, N. M., Lye, L. M., Lemon, D., Chubbs, T. E. y Humphries, G. W. 1998. Effect of low-level jet aircraft noise on the behaviour of nesting osprey. *Journal of Applied Ecology*, 35: 122-130.
- Tryjanowski, P. y Simek, J. 2005. Sexual size dimorphism and positive assortative mating in red-backed shrike *Lanius collurio*: an adaptive value? *Journal of Ethology*, 23: 161-165.
- Tucker, G. M. y Heath, M. F. 1994. *Birds in Europe. Their conservation status*. Cambridge: BirdLife International.
- van Gils, J. A., Battley, P. F., Piersma, T. y Drent, R. 2005. Reinterpretation of gizzard sizes of red knots world-wide emphasises overriding importance of prey quality at migratory stopover sites. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272: 2609-2618.
- Watters, M. E., McLash, T. L., Aldridge, C. L. y Brigham, R. M. 2002. The effect of vegetation structure on predation of artificial Greater Sage-Grouse nests. *Ecoscience*, 9: 314-319.
- Whittingham, M. J., Percival, S. M. y Brown, A. F. 2002. Nest-site selection by golden plover: Why do shorebirds avoid nesting on slopes? *Journal of Avian Biology*, 33: 184-190.
- Whittingham, M. J., Stephens, P. A., Bradbury, R. B. y Freckleton, R. P. 2006. Why do we use stepwise modelling in ecology and behaviour. *Journal of Animal Ecology*, 75: 1182-1189.
- Yang, W. K., Qiao, J. F., Combreau, O., Gao, X. Y. y Zhong, W. Q. 2003. Breeding habitat selection by the Houbara Bustard *Chlamydotis (undulata) macqueenii* in Mori, Xinjiang, China. *Zoological Studies*, 42: 470-475.

Resumen y conclusiones

Dimorfismo sexual en tamaño

Nuestro estudio muestra que la Avutarda Común es la especie con mayor grado de dimorfismo sexual en peso y medidas lineales de la familia *Otididae*, así como de toda la clase Aves. El peso medio de los machos fue 2.48 veces el de las hembras en primavera, época del año en que ambos sexos alcanzaron los máximos, siendo el dimorfismo en peso algo menor en invierno.

Entre el invierno y la primavera se produjo en ambos sexos un aumento significativo de peso (20% en los machos, 16% en las hembras). En cuanto a las medidas corporales lineales, se observaron grados de dimorfismo muy notables en las longitudes de dedo medio, tarso y ala, que fueron alrededor de un 30% más largos en los machos que en las hembras.

Los resultados de nuestro estudio mostraron que en los machos de Avutarda Común el peso y la longitud del dedo medio son positivamente alométricos, es decir, que se han desarrollado en mayor medida de lo esperable en los individuos de mayor tamaño, y que lo más probable es que dicho desarrollo haya sido favorecido por selección sexual. Esta conclusión, basada en los resultados del estudio de alometría estática, se vio reforzada con la elevada variabilidad fenotípica encontrada en las longitudes de dedo medio y tarso en los machos, que fueron precisamente las medidas esqueléticas sexualmente más dimórficas. Estos resultados sugieren que la selección sexual habría favorecido el desarrollo de pesos excepcionalmente elevados sólo en los machos, habiendo crecido sus tarsos y dedos medios como adaptaciones para soportar dichos pesos. Otras medidas, como la longitud alar, también mostraron un grado de dimorfismo relativamente elevado, aunque relativamente bajo coeficiente de variación y relaciones isométricas respecto a la mayor parte de las otras medidas, lo que apunta a que ha debido ser la selección natural en este caso la responsable del dimorfismo, y la causa de su crecimiento posiblemente esté relacionada con la capacidad de poder soportar el vuelo de unos machos tan pesados. Es probable que la selección sexual haya hecho crecer a los machos de Avutarda Común hasta el límite impuesto por la selección natural.

El lek disperso en la avutarda: proceso de 'explosión' y estructura espacial del lek

La existencia de lugares tradicionales en los que se reúnen los machos y hembras de un área extensa cada primavera para reproducirse permite afirmar que el sistema reproductivo de la Avutarda Común se encuadra plenamente en la definición de *lek*.

Ambos sexos mostraron una gran fidelidad interanual a la zona de reproducción (el 94% de las hembras y el 84% de los machos visitaron el mismo lek en primavera en los distintos años), aumentando dicha fidelidad con la edad del individuo.

Sin embargo, el grado de agregación de los individuos no fue demasiado marcado, por lo que el comportamiento observado en esta especie se ajusta mejor al modelo de *lek explotado* o de *lek disperso* que al de lek clásico. El bando de machos de comienzos de primavera se disgregó rápidamente a lo largo de abril, alcanzándose la máxima cantidad de machos exhibiéndose en solitario, con una distancia media entre ellos de 265 m, en la tercera semana de abril, coincidiendo con la máxima frecuencia de cópulas. Ello sugiere que la mencionada disgregación o *explosión* del lek ha debido evolucionar como un mecanismo para disminuir las interacciones competitivas, fundamentalmente interrupciones de cópula por otros machos, y facilitar el apareamiento. Los machos de mayor edad se disgregaron del bando inicial de machos antes, y permanecieron aislados más tiempo diario que los adultos de menor edad, lo que contribuyó a su mayor éxito reproductivo. El proceso de *explosión* afectó sólo a los adultos, manteniéndose los inmaduros agregados en las cercanías del centro del lek. Así pues, entre los mecanismos que utilizan los machos de Avutarda Común para aumentar su éxito reproductivo figura un aumento de los periodos estacional y diario que pasan exhibiéndose en solitario, y que fueron los machos de mayor edad, no los de mayor peso ni mejor estado físico, los que utilizaron dicho mecanismo.

La distribución de las áreas de exhibición de los machos adultos solitarios se ajustó, después de la explosión, a la de los grupos de hembras, y ésta, a su vez, a la de los terrenos con mayor cantidad de recursos alimentarios del área de lek (barbechos, rastrojos y vezas). Las zonas de exhibición de los distintos machos, a las que se mantuvieron en general relativamente fieles a lo largo de la estación y también en años sucesivos, solaparon en general ampliamente entre unos y otros. Los machos se toleraron unos a otros, siendo la tasa de encuentros agresivos relativamente baja teniendo en cuenta la elevada densidad de individuos. Cuanto mayor fue la tasa de agresiones registrada en un macho, menor fue la densidad de machos solitarios presentes en su zona de exhibición, y mayor fue la distancia mínima al macho más cercano.

Este patrón fue el típico de la mayor parte de los machos estudiados, que se exhibieron en zonas de elevada densidad de individuos, sin defensa o uso exclusivo de la zona de exhibición, ni de las hembras. Las áreas de campeo utilizadas por las hembras en el mes de abril fueron mayores que las de los machos, abarcando en ocasiones más de un lek y, como norma, varias zonas de exhibición de diferentes machos, lo que les permitió visitar a más de un macho antes de copular.

Sin embargo, algunos machos que ocuparon zonas marginales del lek con menores densidades de individuos mostraron tasas de agresión máximas hacia otros machos, expulsándolos como norma de sus zonas, en especial si había hembras cerca. Estos machos permanecieron generalmente varias semanas en dichos sectores, en las cercanías de parcelas con recursos de los que se alimentaban hembras, pudiendo

interpretarse su comportamiento como control o defensa de recursos que podrían haber constituido un factor esencial para las hembras a la hora de elegir pareja.

Los dos comportamientos descritos, más que dos estrategias distintas, representarían los extremos de un continuo. En uno de dichos extremos se encontraría la estrategia reproductiva más extendida en esta especie, una *poliginia basada en el grado de dominancia de los machos*, que sería la considerada como típica estrategia de lek, en la que los machos aumentarían su éxito de cópula ampliando su zona de exhibición y sin necesidad de aumentar su tasa de agresión a otros machos. En el otro extremo se hallaría otra estrategia menos frecuente, la poliginia basada en defensa de recursos, o *poliginia territorial*, por la que algunos machos aumentarían su éxito de cópula expulsando a otros machos de su entorno cercano. Dicha variabilidad no se puede definir como una flexibilidad entre poblaciones o entre años en una misma zona, sino entre individuos, cada uno de los cuales parece utilizar siempre la misma estrategia. La tendencia de un macho a exhibirse sin defensa o con defensa de recursos no estuvo asociada ni a su peso ni a su edad, y hubo machos que lograron elevados éxitos de cópula utilizando cualquiera de las dos estrategias.

Independientemente de lo anterior, los machos de edad más avanzada ocuparon zonas de exhibición de mayor extensión, que incluyeron más recursos, menores densidades de machos solitarios y mayores cantidades relativas de hembras, obteniendo una mayor tasa de cópula.

Expresión de los caracteres sexuales secundarios en machos adultos: relaciones con edad, tamaño corporal y comportamiento reproductivo

Los machos de Avutarda Común siguen creciendo en tamaño una vez superada la edad de madurez reproductiva, a los 4 años, hasta la edad de al menos, los 8-10 años. Sin embargo, el peso sólo aumentó claramente con la edad hasta los 5 años, oscilando después interanualmente en función de otros factores distintos de la edad o el tamaño corporal, y relacionados muy probablemente con la condición física del individuo.

Desde finales del invierno los machos desarrollaron determinados caracteres morfológicos que utilizan tanto durante la fase de establecimiento de jerarquías en el grupo de machos al final del invierno, como durante el cortejo de las hembras previo a la cópula: las *barbas* y el *diseño del cuello o gola*. La máxima expresión del diseño del colorido del cuello-color blanco más intenso en el cuello superior, y castaño más intenso en el cuello inferior- se alcanza durante la reproducción, en abril, justo durante el periodo álgido de apareamiento. Es probable que el color blanco del cuello tenga que ver con mecanismos de selección de pareja por parte de las hembras, estando apenas insinuado durante la fase de combates entre machos previa a ésta. Las barbas, al contrario, aunque siguen creciendo también hasta abril, alcanzan ya durante la fase de combates un desarrollo notable.

Nuestros resultados sugieren que el desarrollo de las barbas es, por una parte, mejor indicador del peso y tamaño del pico y, por tanto, de la capacidad competitiva del individuo en una temporada reproductiva concreta, que de su tamaño corporal o edad, tanto para los machos rivales durante la fase de combates previa a la de apareamiento,

como para las hembras durante esta última fase. Por otra parte, y sólo en el caso de los machos más viejos y durante esta última fase del ciclo reproductivo, el desarrollo de las barbas sería indicador de la edad del macho, es decir, de su capacidad de supervivencia o experiencia, para las hembras. Sin embargo, estas últimas características vendrían mejor indicadas por el desarrollo del plumaje del cuello o gola.

El grado de expresión de ambos caracteres sexuales estuvo asociado a la tasa de exhibición sexual y al éxito de apareamiento de los machos durante la fase de cópulas, corroborando su función indicadora de calidad frente a las hembras. Por lo que respecta a la fase de combates anterior a la de apareamiento, la menor tasa de agresiones observada en los machos con mayor grado de expresión de ambos caracteres sexuales, barbas y cuello, sugiere que dichos caracteres también tienen una importante función indicadora de capacidad competitiva frente a otros machos.

Establecimiento de jerarquía entre los machos del lek durante el periodo prerreproductivo: influencia del rango sobre el éxito de cópula

Durante la época anterior a la fase de cópulas (diciembre a primera quincena de marzo), habitualmente aún en ausencia de hembras, aumentaron entre los machos del lek las interacciones agresivas y las exhibiciones o *ruedas* incompletas, dirigidas hacia otros machos del grupo. Dicho comportamiento se puede interpretar como de establecimiento de jerarquía en el grupo, o bien, como confirmación de la ya existente de años anteriores. La frecuencia de estas interacciones aumentó a lo largo del otoño-invierno hasta alcanzar un máximo durante la primera quincena de marzo, dos semanas antes del comienzo de la época de cópulas, para disminuir posteriormente, hasta un mínimo al final de la temporada reproductiva.

Los machos con mayor grado de desarrollo de sus caracteres sexuales secundarios se vieron implicados en menor cantidad de interacciones agresivas en la fase prerreproductiva. La expresión de estos rasgos, que según se ha visto, está relacionada con el peso, el tamaño y la edad del macho, debe cumplir una importante función indicadora de la capacidad competitiva frente a otros machos. Las variaciones interanuales en el grado de desarrollo de estos caracteres sexuales alcanzado ya durante dicha fase de combates entre machos, sin presencia aún de hembras en sus lugares de exhibición, pueden contribuir a determinar variaciones en la jerarquía del grupo de machos varios meses antes del apareamiento, mediante la simple exhibición ritualizada de dichos caracteres, y evitando los riesgos del combate cuerpo a cuerpo.

Los machos que participaron en menos agresiones durante la época prerreproductiva obtuvieron posteriormente un mayor éxito de cópula. Éstos fueron los de edad más avanzada y mejor condición física, confirmando la relación entre edad, condición, éxito reproductivo, estatus social y baja tasa de agresiones.

Las interacciones agresivas del grupo se produjeron principalmente entre los machos inmaduros y los adultos de bajo estatus, probablemente en un intento de mejorar su posición en la escala jerárquica. En dichos individuos el resultado más frecuente de las agresiones fue negativo, pasando en años posteriores a positivo, o bien desapareciendo las agresiones cuando alcanzaron mayor edad y posición social.

Éxito reproductivo en los machos: influencia de edad, tamaño y condición física, y correlaciones con caracteres sexuales secundarios

El periodo de cópulas se extendió entre finales de marzo y mediados de mayo, alcanzándose la máxima frecuencia de intentos de cópula en la tercera semana de abril. La fecha media de cópulas fue el 18 de abril, coincidiendo exactamente con la fecha media de máxima cantidad de machos exhibiéndose en solitario tras la explosión del lek.

Entre los machos se observó un notable sesgo interindividual en su éxito reproductivo. Sólo un 45% de ellos protagonizaron algún intento de cópula, acaparando el 13% de los mismos la mitad de dichos intentos o cópulas.

El éxito reproductivo de un macho estuvo asociado tanto a su edad como a su peso -o condición física-. Valores crecientes de cada una de estas dos variables determinaron, independientemente una de la otra, incrementos en el éxito de cópula. Nuestra interpretación es que la edad actúa como un indicador de la calidad genética y capacidad de supervivencia del macho, mientras que el peso informa a la hembra del estado de salud del individuo y quizá, de su menor carga de parásitos.

La influencia positiva de la edad se correspondió con la correlación positiva observada entre edad y diversos parámetros de comportamiento, indicadores de una mayor actividad de exhibición sexual. Los machos de mayor edad se independizaron del bando de machos de primavera en una fecha más temprana, y su periodo de exhibición en solitario fue más prolongado, tanto en número de días que pasaron alejados de otros machos a lo largo de la estación reproductiva, como en tiempo diario invertido en exhibición sexual. Éste último se logró mediante una mayor frecuencia de ruedas, así como una mayor duración media de las mismas. La relación positiva de todas estas variables con la tasa de cópula permite comprender cómo esos machos, gracias a su mayor inversión en exhibición sexual, alcanzaron un mayor éxito reproductivo.

En el caso del peso, no encontramos variables asociadas al mismo que nos permitiesen comprender mediante qué mecanismos de comportamiento los machos con mejor condición física, una vez controlado el efecto de la edad, obtienen un mayor éxito de cópula. Esto sugiere que el efecto principal de dichas correlaciones puede ser debido a la edad, y que una vez controlado dicho efecto, el efecto parcial debido al peso podría ser insignificante.

La asociación entre éxito reproductivo y grado de desarrollo de los caracteres sexuales más evidentes (color y diseño del cuello por un lado, y tamaño y cantidad de barbas por otro) sugiere que dichos caracteres pueden servir de indicadores fiables de edad y peso para las hembras durante dicho proceso de elección de pareja. Sólo el grado de expresión del carácter sexual *cuello* –mejor indicador de edad- mostró correlación con ambas variables, fecha de primera exhibición en solitario y duración del periodo de exhibición en solitario, mientras que el grado de expresión del carácter sexual *barbas* –mejor indicador de peso- no mostró dichas correlaciones.

Interacciones agresivas entre machos en fase de cópula

En numerosas ocasiones los intentos de cópula -incluyendo las fases de exhibición inmediatamente previas a los mismos- de determinados machos fueron interrumpidos por otros machos cercanos, que se aproximaron a su víctima en el momento de máxima intensidad de exhibición o de cortejo a una hembra. Un 25% de estas interacciones tuvo como objetivo impedir la cópula y el 75% restante disminuir el posible éxito de un macho exhibiéndose en las cercanías de un grupo de hembras. Dentro de este 75% de interacciones que interrumpieron el proceso de exhibición del macho, la más frecuente fue el desplazamiento del macho agredido del lugar donde estaba exhibiéndose, probablemente con el fin de alejarlo de las cercanías de esas hembras. La tasa media de interrupción de cópula fue de un 28%.

Aunque estas interacciones en conjunto podrían contribuir a mantener el orden ya establecido durante la fase de establecimiento de jerarquías, en general tuvieron una función de competencia directa por el acceso a las hembras, ya que en su práctica totalidad estuvieron asociadas a la presencia de hembras en el entorno cercano del macho solitario.

Los machos de mayor edad no se dedicaron a agredir a otros machos a lo largo del periodo de cópulas, probablemente debido a que consiguieron un éxito de cópula suficiente mediante la exhibición de sus caracteres sexuales. Los machos de menor edad fueron más proclives a agredir a otros machos, pero tendieron a perder dichas agresiones. Además, los machos de menor peso interrumpieron más cópulas, probablemente tratando así de rebajar el éxito de cópula de sus competidores, e incrementar así sus propias posibilidades de atraer a alguna hembra víctima de dichas interrupciones.

En conclusión, tanto durante la fase de competencia entre machos por el rango (diciembre-marzo), como durante la fase de cópulas (abril), los machos subdominantes tendieron a ser los principales inductores de las interferencias, mecanismo que deben utilizar, en la primera de dichas fases, para tratar de ascender en la escala de rangos del lek, y en la segunda, principalmente para reducir el éxito reproductivo de los machos dominantes y, de esa forma, aumentar su propio éxito relativo.

Comportamiento reproductivo de las hembras

Nuestros datos indican que las hembras fueron maduras sexualmente a partir de los dos años de edad, si bien la edad media a la que realizaron la primera puesta fue de 2.8 años, la de primera incubación completada, los 4 años, y la de primera reproducción con éxito, es decir, en la que el pollo sobrevivió como mínimo hasta el mes de septiembre, fue estimada en un mínimo comprendido entre los 6 y los 7 años.

La distribución espacial de los nidos estuvo asociada a la de los leks, observándose en general una mayor agregación de nidos (75%) dentro del perímetro de la zona definida como área de lek. Sin embargo, una cantidad importante de hembras

(25%) nidificaron en áreas bastante alejadas de los leks, llegando a alcanzarse distancias hasta de 53 km entre el centro del lek de cópula y el lugar de nidificación. Las hembras migradoras nidificaron fuera del área de lek en el que habían copulado en mayor proporción que las sedentarias.

Durante este estudio el promedio de la fecha de puesta varió entre la primera y la segunda semana de mayo, existiendo una variación interanual significativa probablemente debida a variaciones en los parámetros meteorológicos.

Las hembras más jóvenes realizaron puestas más tardías y fueron más susceptibles a perder los huevos que las hembras más viejas y experimentadas, que realizaron puestas más tempranas. La fecha más temprana en la que tuvimos constancia de una puesta fue en torno al 17 de abril, mientras que las más tardías fueron realizadas en los últimos días del mes de mayo, aunque probablemente en estos casos se trató de puestas de reposición.

El intervalo medio de tiempo transcurrido entre las cópulas y las puestas sugiere una capacidad de las hembras para retener esperma durante un cierto tiempo antes de realizar la puesta, y la observación de varias hembras que realizaron puestas de reposición apunta a que podrían ser capaces de utilizar el esperma almacenado aún después de haber realizado una primera puesta.

El porcentaje medio de hembras mayores de dos años que realizaron la puesta cada temporada fue del 67%, aunque sólo el 61% de dicha fracción de hembras consiguió finalizar con éxito el periodo de incubación, y tan sólo un 16% de estas últimas consiguió criar pollos hasta el mes de septiembre. El porcentaje de pollos vivos en septiembre de la muestra de hembras marcadas fue del 8.96% dato por debajo del asumido como umbral crítico (0.15 jóvenes por hembra), por debajo del cual algunos modelos de población indican que las poblaciones tienden a disminuir.

El éxito reproductivo aumentó con la edad en las hembras, aunque los datos del estudio parecen insinuar que dicho éxito puede disminuir a edades muy avanzadas, de más de 9-10 años, debido quizá al efecto de la senescencia.

Selección del área de nidificación

Las hembras nidificaron preferentemente en cultivos de cereal, seleccionando para ello siembras y barbechos, mientras que evitaron las parcelas en labrado e ignoraron el resto de terrenos presentes en la zona.

Los nidos localizados estuvieron preferentemente orientados hacia Sureste, lo que puso de manifiesto una preferencia de las hembras por lugares más resguardados de los vientos del Norte, y con mayor grado de insolación, minimizando de esta manera el riesgo de enfriamiento de los huevos.

Uno de los resultados importantes de este estudio fue el cálculo de superficie dedicada a infraestructuras que una hembra estaba dispuesta a soportar en 500 metros alrededor del nido. Los nidos se situaron a una distancia promedio de 1.3 km de

edificaciones, y en lugares donde la presencia de infraestructuras no sobrepasó un 4.4%, frente al 31.6% presente en zonas donde no se detectaron nidos ni avutardas.

La selección del lugar de nidificación también dependió de otras variables, como la extensión del paisaje que la hembra podía visualizar desde el nido, siendo esta visibilidad mayor que la calculada para los bandos de avutardas. También se puso de manifiesto la baja diversidad agrícola de estos lugares donde la abundancia de superficie de terreno sembrado alrededor del nido (42%) reflejó la conveniencia de las siembras como factor de protección frente a depredadores, así como la favorable termorregulación que ofrece en comparación con la vegetación esteparia tradicional o con otros terrenos agrícolas. Otro de los beneficios de la nidificación en siembras pudo estribar en la mayor disponibilidad de Ortópteros y otros invertebrados en dichas parcelas en los meses de verano, cuando se han convertido en rastrojos tras ser cosechadas, con la consiguiente mayor facilidad para alimentar a los pollos.

Los lugares seleccionados por las hembras cumplieron por tanto un mínimo de requisitos que intentaron reducir al máximo el riesgo de depredación y las molestias humanas, reuniendo las condiciones mínimas para desarrollar la puesta y cuidar de los pollos durante las primeras semanas.

Apéndices

Apéndice 1

Mapas mostrando la distribución de hembras y machos durante la fase de apareamiento (mes de abril) en los 3 leks estudiados más intensivamente, en relación con la distribución de las parcelas utilizadas como principales zonas de alimentación: barbechos, rastrojos y vezas. Se muestran también las zonas de exhibición de los machos marcados. Se han seleccionado como ejemplo 3 años para el lek Ribatejada-Valdetorres (1998-2000), 2 para Talamanca-Valdetorres (1998-1999) y 2 para Camarma (2000-2001).

Apéndice 1.1

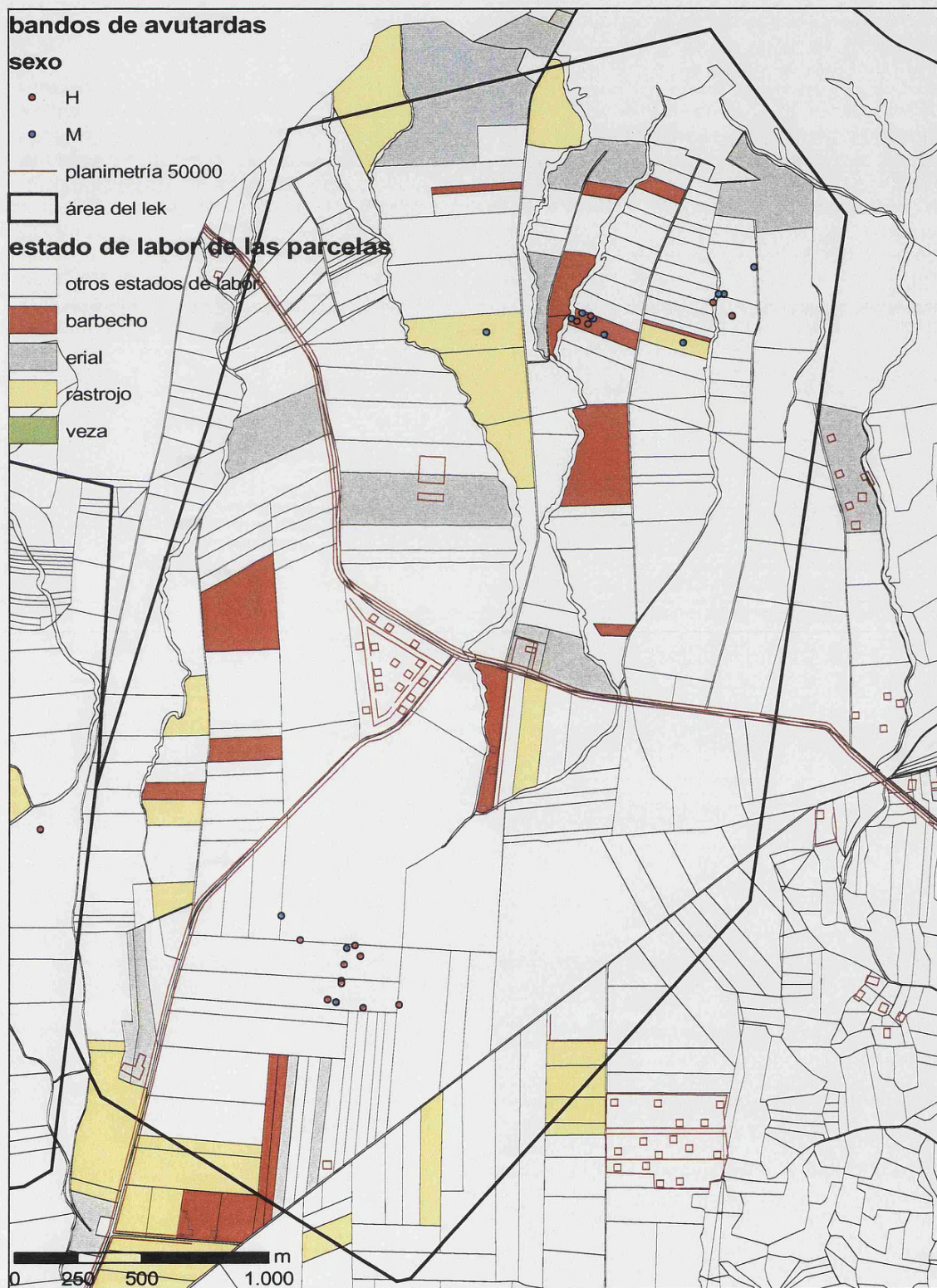
Distribución de los bandos de avutardas en el lek Ribatejada-Valdetorres el 13 de abril de 1998 tras la explosión del lek, en relación con la distribución de barbechos (parcelas rojas), rastrojos (amarillos), vezas (verdes), eriales (grises) y resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras; sin colorear). Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

El sector del lek al Este de la carretera que lo atraviesa de Noreste a Sur se conoce como Muela, el sector al Norte de dicha carretera y de la que parte de la misma hacia Noroeste es la Buitrera, y el sector al Suroeste se conoce como la Cueva. La distribución de las avutardas a lo largo de abril se resume a continuación:

Desde el 6 de abril ya se contaban unos 10 machos exhibiéndose en solitario en la Muela, con 19 hembras, en las mismas parcelas que las utilizadas en el mapa del 13 de abril aquí representado. En la Buitrera había 4 machos solitarios con 22 hembras.

13 de abril: Muela: 9 machos solos con 13 hembras; Cueva: 3 machos solos con 31 hembras; Buitrera: 2 machos solos con 16 hembras, en parcelas diferentes a las del día 6.

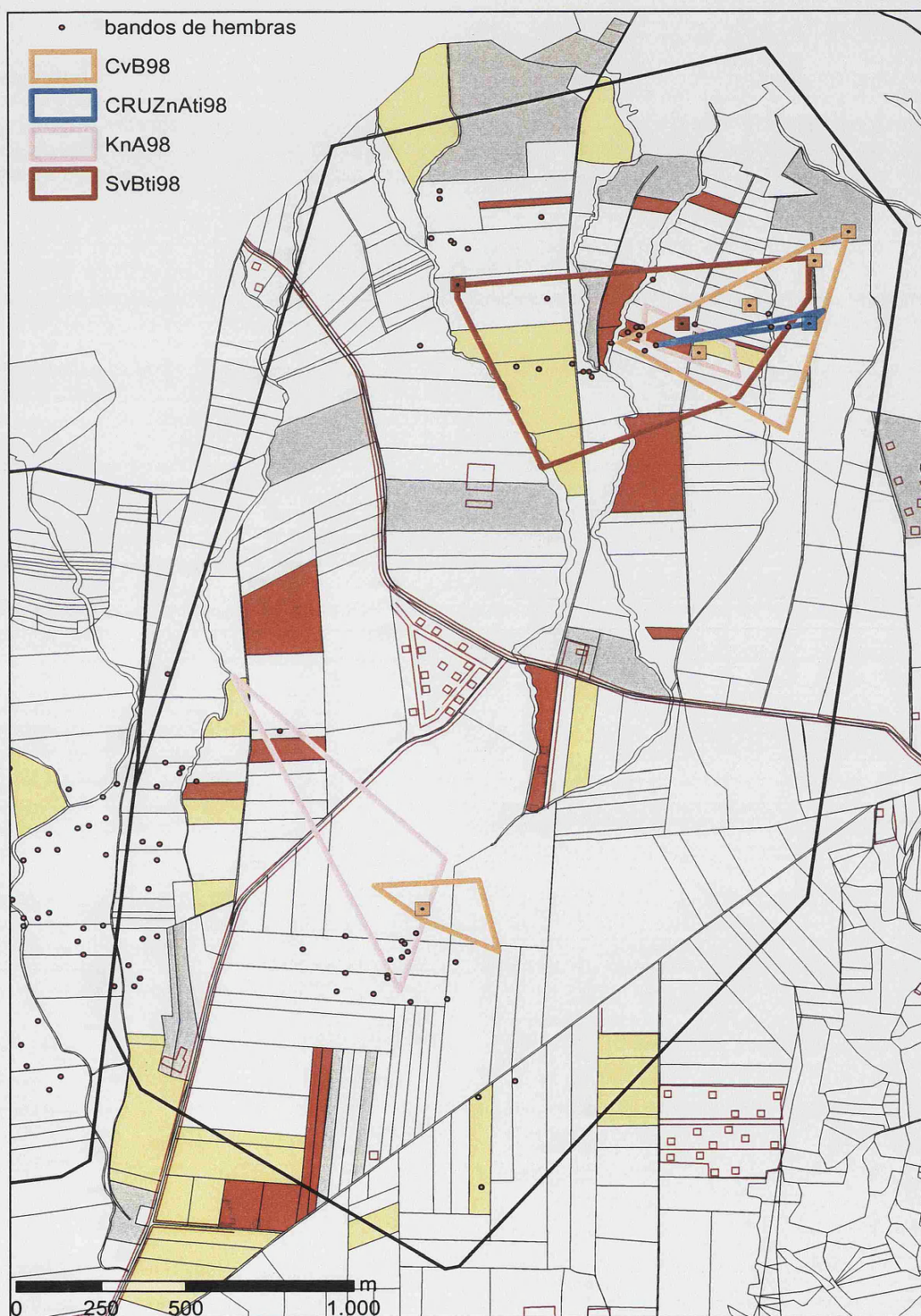
14-29 abril: Muela: 5-6 machos solos, con 4-16 hembras en los mismos 2-3 rastrojos y barbecho que los utilizados el día 13; Buitrera: 6-13 machos solos (incluyendo un grupo de inmaduros procedentes del vecino lek Talamanca-Valdetorres), y entre 10 y 26 hembras, dispersos en varias parcelas; Cueva: entre un mínimo de 2 machos solos con 4 hembras y un máximo de 7 machos solos con 27 hembras en el entorno del arroyo, al Sureste de las representadas en el mapa del día 13.



Apéndice 1.2

Distribución acumulada de los bandos de hembras (puntos rojos) en el lek Ribatejada-Valdetorres en abril de 1998 (5 muestreos del lek), parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastrojos, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras). Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados (ver comentarios para cada uno de ellos en Apéndice 1.3). Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

La mayor parte de las observaciones de bandos de hembras se acumularon en la zona principal del lek, la de la Muela (sector oriental del mapa), aunque también se acumularon cantidades significativas de hembras en los otros dos sectores, el conocido como Buitrera, que enlaza con la parte más meridional del lek Talamanca-Valdetorres (situado inmediatamente al Norte del de Ribatejada-Valdetorres) y el de la Cueva.



Apéndice 1.3

Distribución acumulada de los machos solitarios (puntos azules) en el lek Ribatejada-Valdetorres en abril de 1998 (5 muestreos del lek), parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastrojos, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras). Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados. Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

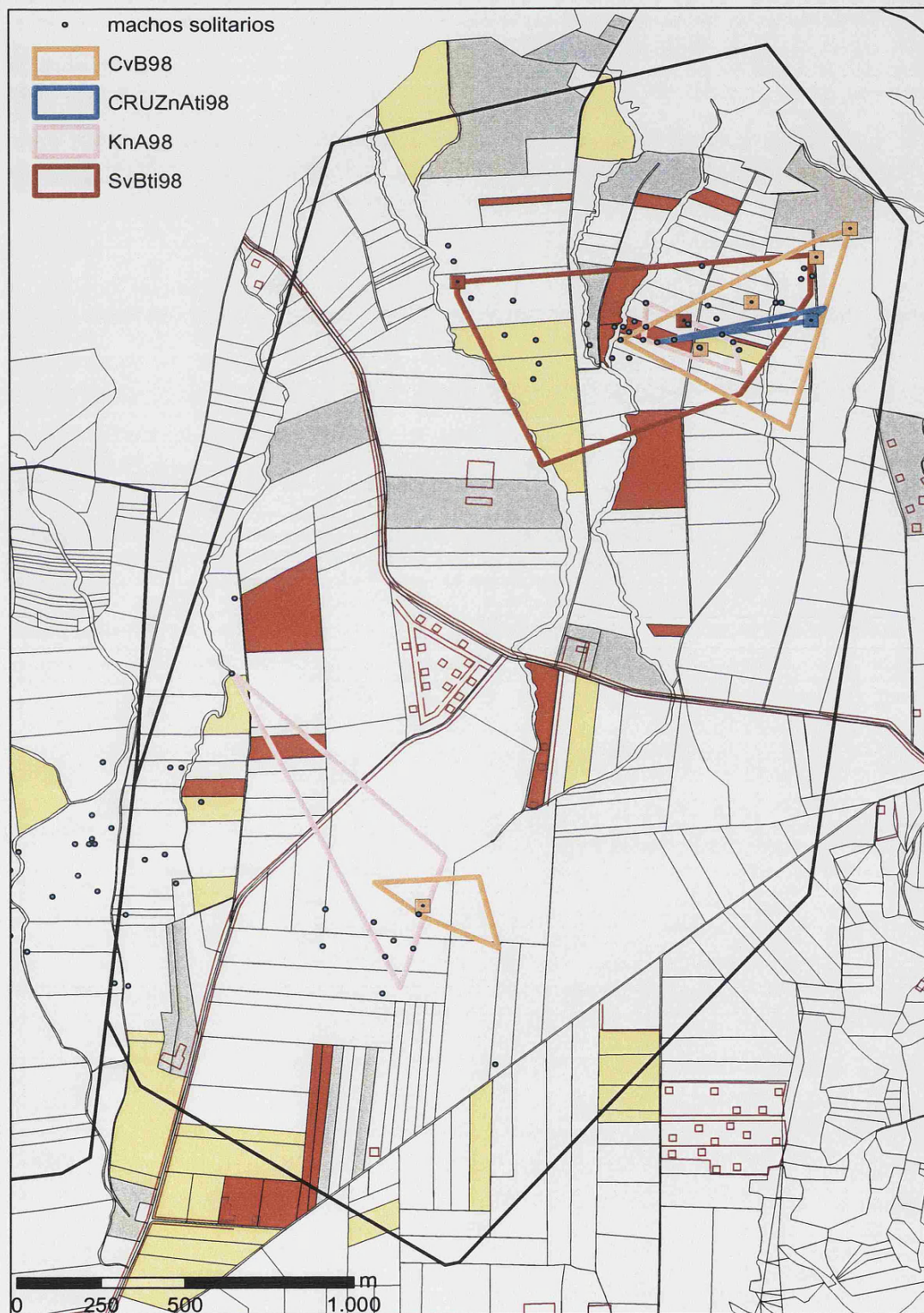
Coincidiendo con la distribución de los bandos de hembras del Apéndice anterior, la mayor parte de las observaciones de machos solitarios también se acumularon en la zona principal del lek, la Muela, aunque también hubo cantidades significativas de machos en los otros dos sectores, Buitrera y Cueva.

Zonas de exhibición utilizadas en abril de 1998 por cada uno de los machos marcados en el lek Ribatejada-Valdetorres; los cuadrados señalan las localizaciones de interacciones agresivas con otros machos, durante dicho periodo de exhibición en solitario

En 1998, los 5 machos marcados estudiados (uno de ellos no se representa en este mapa, por tener pocos datos) utilizaron zonas de exhibición en la zona principal del lek, la de la Muela (sector oriental del mapa), pero además también usaron zonas de exhibición secundarias en los sectores Cueva y Buitrera durante la segunda mitad de abril, seguramente atraídos por las hembras que, en cantidades mayores que otros años, utilizaron dichos sectores (comparar con mapas de otros años). Las cantidades de hembras en dichos sectores Norte y Oeste del lek llegaron a superar en algunas fechas de abril a las que se contaron en el sector principal de la Muela. La utilización de dichas zonas de exhibición secundarias se volvió a observar en dos de los machos marcados (KnA98 y CRUZnAti98) en el año 2000 (ver Apéndice 1.8)

El macho SvBti98 utilizó preferentemente el gran rastrojo de la Muela en la segunda mitad de abril, aunque lo compartió con otros machos solitarios, el 15 de abril fue desplazado en dicha zona de las cercanías de 2 hembras por un macho mayor que él. También intentó copular con una hembra de un grupo de 7 hembras 1 Km. más al Sur, en la zona que en años siguientes fue preferida por otro macho, el CvB98 (ver mapas años siguientes). El 23 de abril 1 macho y 5 hembras acabaron quedándose en ese rastrojo, mientras el macho SvBti98 compartía zona con otros machos y hembras 1 Km. al Sur.

El macho CvB98 agredió o desplazó con más frecuencia que otros marcados a machos solitarios que visitaban su zona de exhibición principal en la Muela. Pero también ahuyentó a un macho que hacía rueda junto a 3 hembras en su zona de exhibición secundaria en la Cueva.



Apéndice 1.4

Distribución de los bandos de avutardas en el lek Ribatejada-Valdetorres el 19 de abril de 1999 tras la explosión del lek, en relación con la distribución de barbechos (parcelas rojas), rastros (amarillos), vezas (verdes), eriales (grises) y resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras; sin colorear). Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

La distribución de las avutardas durante la última semana de marzo y a lo largo del mes de abril se resume a continuación:

El 26 de marzo 9 machos en bando en la zona principal del lek (Muela), con sólo 1 solitario algo más al Norte, y sólo 1 hembra en la zona. Buitrera sin machos ni hembras.

30 de marzo: aún sólo 2 machos solitarios en Muela, de un total de 11 censados en el mismo entorno de parcelas que las del mapa aquí representado.

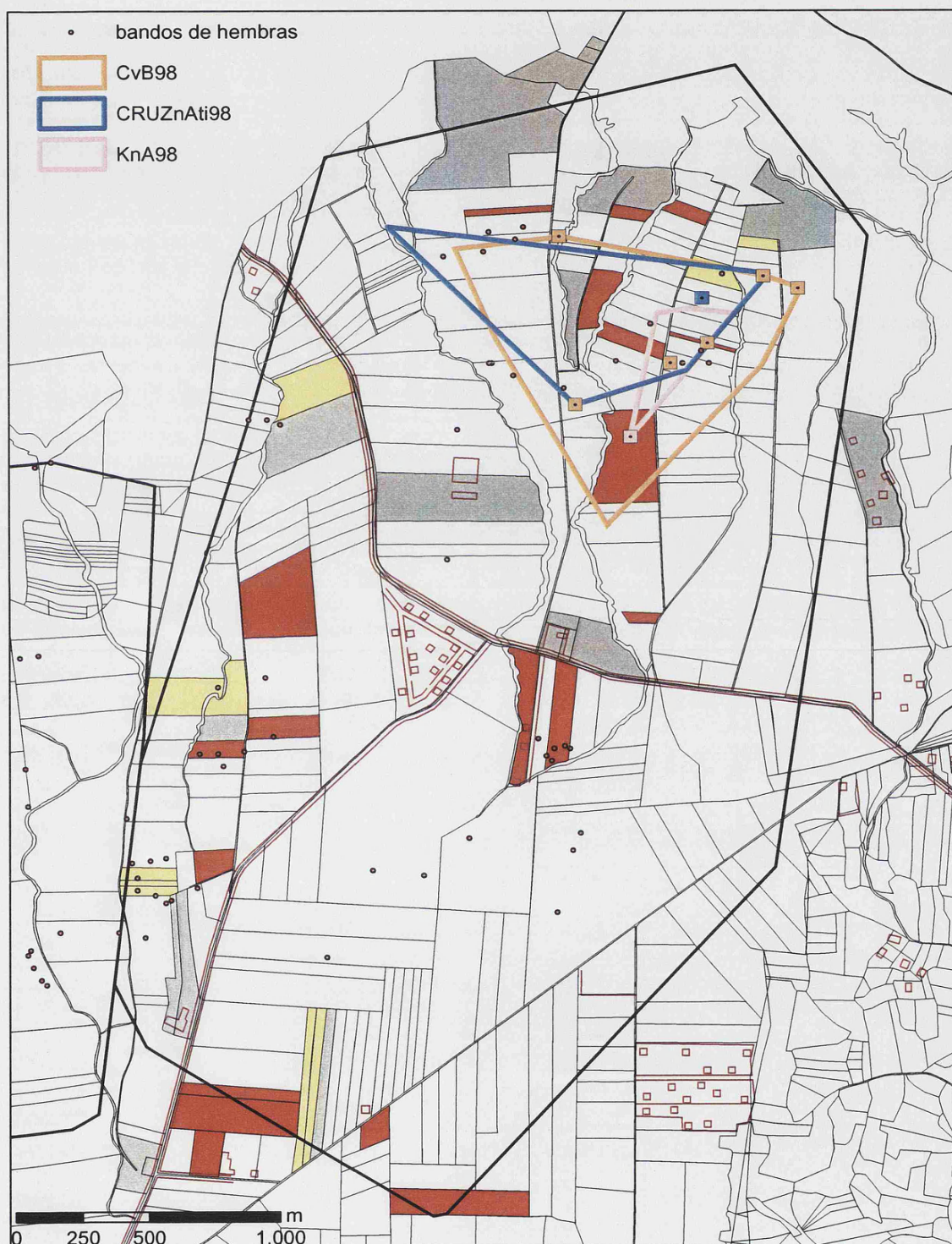
5-23 abril: Muela: hasta 6 machos solitarios y hasta 15 hembras situadas en el entorno de los barbechos, 1 macho con 12-26 hembras permaneció bastantes días en una zona concreta situada a 800 m al Norte de los individuos anteriores, relativamente alejados de ellos; el macho solitario mencionado fue visto en varias ocasiones intentando copular con las hembras, y expulsando de la zona a otros machos que se acercaron (en general sólo se acercaban inmaduros); Buitrera: sólo 1-2 machos solitarios, y pocas hembras dispersas; Cueva: 2 machos solitarios y 5-42 hembras entre el arroyo y los dos barbechos al Oeste de la carretera.



Apéndice 1.5

Distribución acumulada de los bandos de hembras (puntos rojos) en el lek Ribatejada-Valdetorres en abril de 1999 (5 muestreos del lek), parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastrojos, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otra. Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados (ver comentarios para cada uno de ellos en Apéndice 1.6). Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

Igual que en el año anterior, la mayor parte de las observaciones de bandos de hembras se acumularon en la zona principal del lek, la de la Muela, con cantidades también relativamente importantes en la Cueva, y mucho menores en la Buitrera.



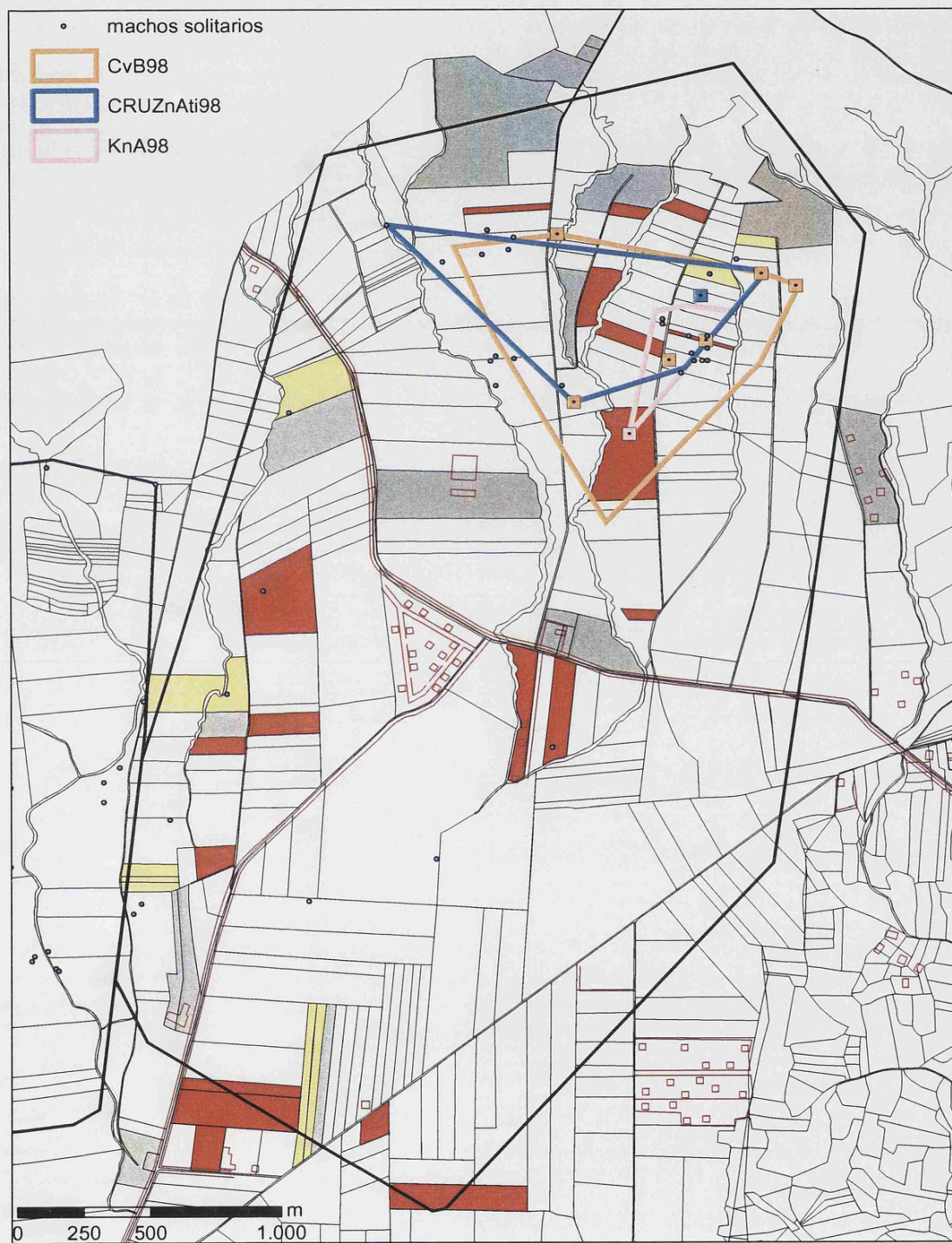
Apéndice 1.6

Distribución acumulada de los machos solitarios (puntos azules) en el lek Ribatejada-Valdetorres en abril de 1999 (5 muestreos del lek), parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastros, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras. Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados. Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek

Coincidiendo, al igual que en 1998, con la distribución de los bandos de hembras de ese mes, la mayor parte de los machos solitarios utilizaron la Muela, zona principal del lek, con algunos en la Cueva.

Zonas de exhibición utilizadas en abril de 1999 por cada uno de los machos marcados en el lek Ribatejada-Valdetorres; los cuadrados señalan las localizaciones de interacciones agresivas con otros machos, durante dicho periodo de exhibición en solitario

En 1999 los machos marcados sólo utilizaron zonas de exhibición en el sector principal, la Muela, quizás porque ese año hubo mayor cantidad de hembras en dicha zona, y menor en Buitrera y Cueva, respecto a 1998. El macho CvB98 volvió a mostrarse bastante agresivo con otros machos cercanos, incluyendo al CRUZnAti98, con cuya zona de exhibición solapó ampliamente esa primavera, y al que desplazó o agredió en varias ocasiones, y al KnA98, cuya zona de exhibición solapó totalmente con las del CvB98. Las agresiones fueron siempre en presencia de hembras cerca, frente a las que el CvB98 se exhibió en rueda tras las mencionadas expulsiones a otros machos, y tuvieron lugar casi siempre en los barbechos de la zona central de la Muela, al Sur del arroyo. La mayor extensión de su zona de exhibición ese año respecto a 1998 se debió sobre todo a un recorrido hacia Norte realizado el 16 de abril, con frecuentes paradas para exhibirse en rueda. El macho SvBti98 ese año abandonó este lek, para dirigirse a otro, fuera de la provincia de Madrid, rutina que repetiría en todas las primaveras posteriores hasta su muerte.



N

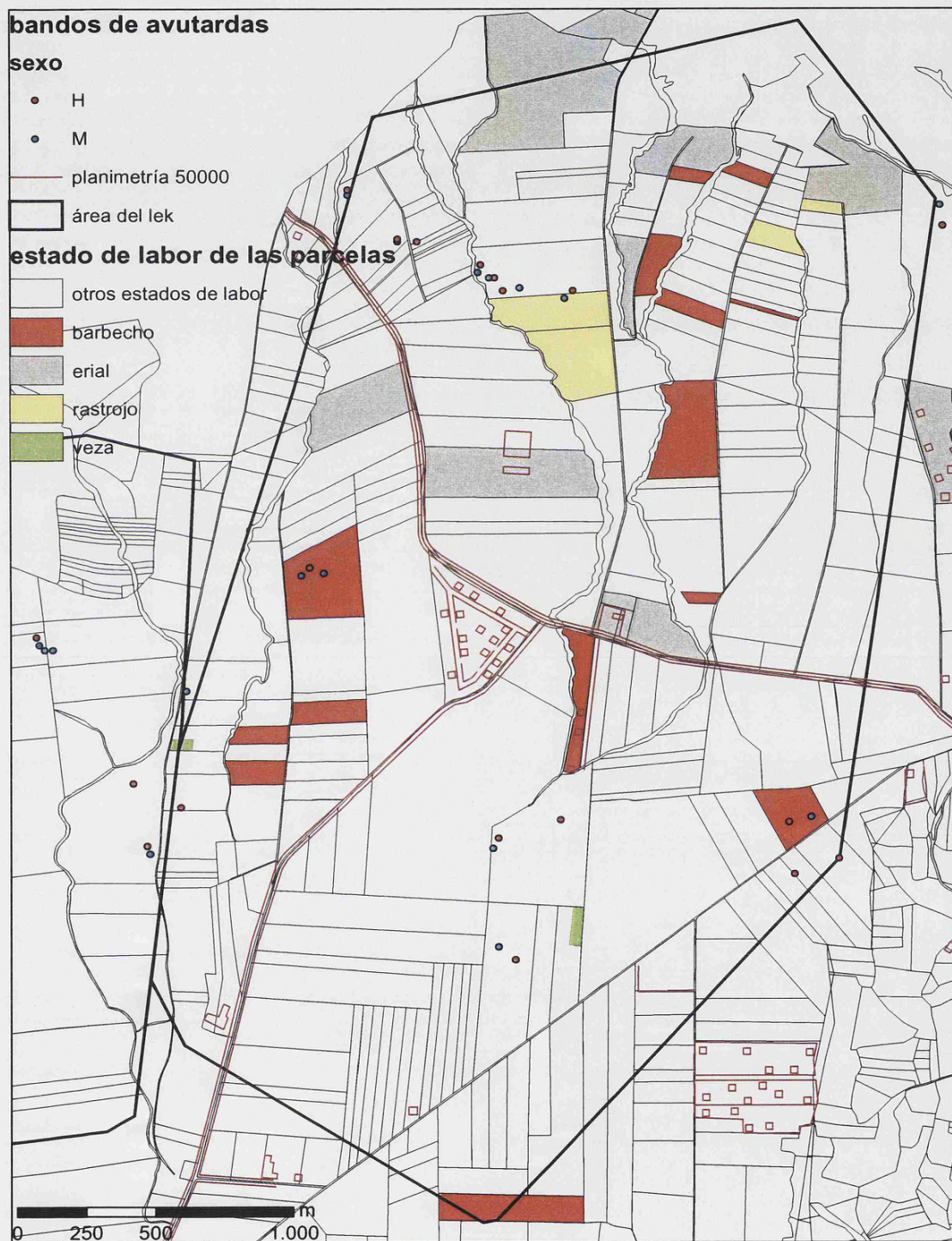
Apéndice 1.7

Distribución de los bandos de avutardas en el lek Ribatejada-Vaidetorres el 26 de abril de 2000 tras la *explosión* del lek, en relación con la distribución de barbechos (parcelas rojas), rastros (amarillos), vezas (verdes), eriales (grises) y resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras; sin colorear). Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

Este año se volvió a observar abundante presencia de hembras en los sectores Cueva y Buitrera. La distribución de las avutardas a lo largo del mes de abril se resume a continuación:

6-12 abril: Muela: bando de 9 machos adultos y 2 inmaduros en el entorno del barbecho más meridional de este sector principal del lek; 1-2 machos solitarios junto a un grupo de 11 hembras en el rastrojo situado a 1 Km. al Norte; Cueva: más de 100 hembras en 4-5 zonas de este sector el día 6 de abril, que se redujeron a unas 20 el día 12, con 3-4 machos solitarios junto a ellas a lo largo de dicho periodo; Buitrera: 1-3 machos solos con varios grupos de hembras que sumaban hasta 20 individuos.

12-24 abril: Muela: 3-6 machos solos con grupos de hembras totalizando unas 20 en mismas parcelas que la primera mitad del mes; Cueva: 3 machos solos, cada uno junto a un grupo de entre 3 y 13 hembras, totalizando unas 20-25 en ese sector; Buitrera: 4-10 machos solos con 10-40 hembras en 3 parcelas de barbecho, utilizadas de forma permanente por esas hembras.



N

Apéndice 1.8

Distribución acumulada de los bandos de hembras (puntos rojos) en el lek Ribatejada-Vaidetorres en abril de 2000 (5 muestreos del lek), parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastrojos, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras. Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados (ver comentarios para cada uno de ellos en Apéndice 1.9). Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

En abril de 2000 los bandos de hembras se encontraron repartidos entre los 3 sectores, en las cercanías de barbechos y rastrojos.



N

Apéndice 1.9

Distribución acumulada de los machos solitarios (puntos azules) en el lek Ribatejada-Vaidetorres en abril de 2000 (5 muestreos del lek), parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastrojos, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras. Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados. Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek

Igual que en caso de las hembras, los machos solitarios se encontraron repartidos entre los 3 sectores.

Zonas de exhibición utilizadas en abril de 2000 por cada uno de los machos marcados en el lek Ribatejada-Vaidetorres; los cuadrados señalan las localizaciones de interacciones agresivas con otros machos, durante dicho periodo de exhibición en solitario.

El macho CvB98, que antes de la explosión del lek, a comienzos de abril, se mostraba dominante en el grupo de 14 machos del lek, se mantuvo este año bastante independiente del resto de machos y hembras de la Muela, en una zona muy concreta al Sureste de dicho sector del lek, siempre con hembras cerca. Realizó alguna excursión hacia Norte, hasta la parcela de rastrojo frecuentada por esos otros machos y hembras de la Muela. El 26 de abril se le observó copulando en su zona preferida del Sureste. En la mencionada zona al Norte del sector Muela se vio 1 macho bastante aquerenciado a una parcela concreta con 9-10 hembras a lo largo de varios días. El CvB98 también agredió este año a otros machos que se adentraban en su zona. El 24 de abril se exhibía frente a 7 hembras en su zona habitual a las 05:40 h. A las 06:30 h agredió a un macho cercano, que huyó, volviendo el CvB98 hacia el grupo de hembras. A las 07:00 h se produjo un duelo entre 2 machos (10'44"), tras el cual ambos machos se pelearon violentamente. Finalmente, el CvB98 se alejó y el otro se exhibió donde a primera hora estaba el CvB98, frente al grupo de hembras, en ese momento dicho grupo estaba formado por 10 hembras. En resumen, parece que 3 machos se disputaron la cercanía de 10 hembras, en lo que, más que una 'defensa de harén', se podría calificar como lucha por mantener su cercanía a las hembras, quizá sólo temporalmente (sólo ese día o pocos días). Se trataría de un caso de competencia intrasexual por el acceso a las hembras.

El macho KnA98 utilizó una pequeña zona de exhibición en la Muela, en el rastrojo grande frecuentado por machos y hembras, donde compartía la cercanía a unas 10-11 hembras con al menos 2 machos adultos solitarios más y 4 inmaduros; otra zona mucho mayor en Cueva-Buitrera, donde fue visto con 2-3 hembras, e incluso se le observó excepcionalmente el día 7 de abril haciendo rueda en el lek de Talamanca-Valdetorres, en la que sería su tercera zona de exhibición de ese año.



N

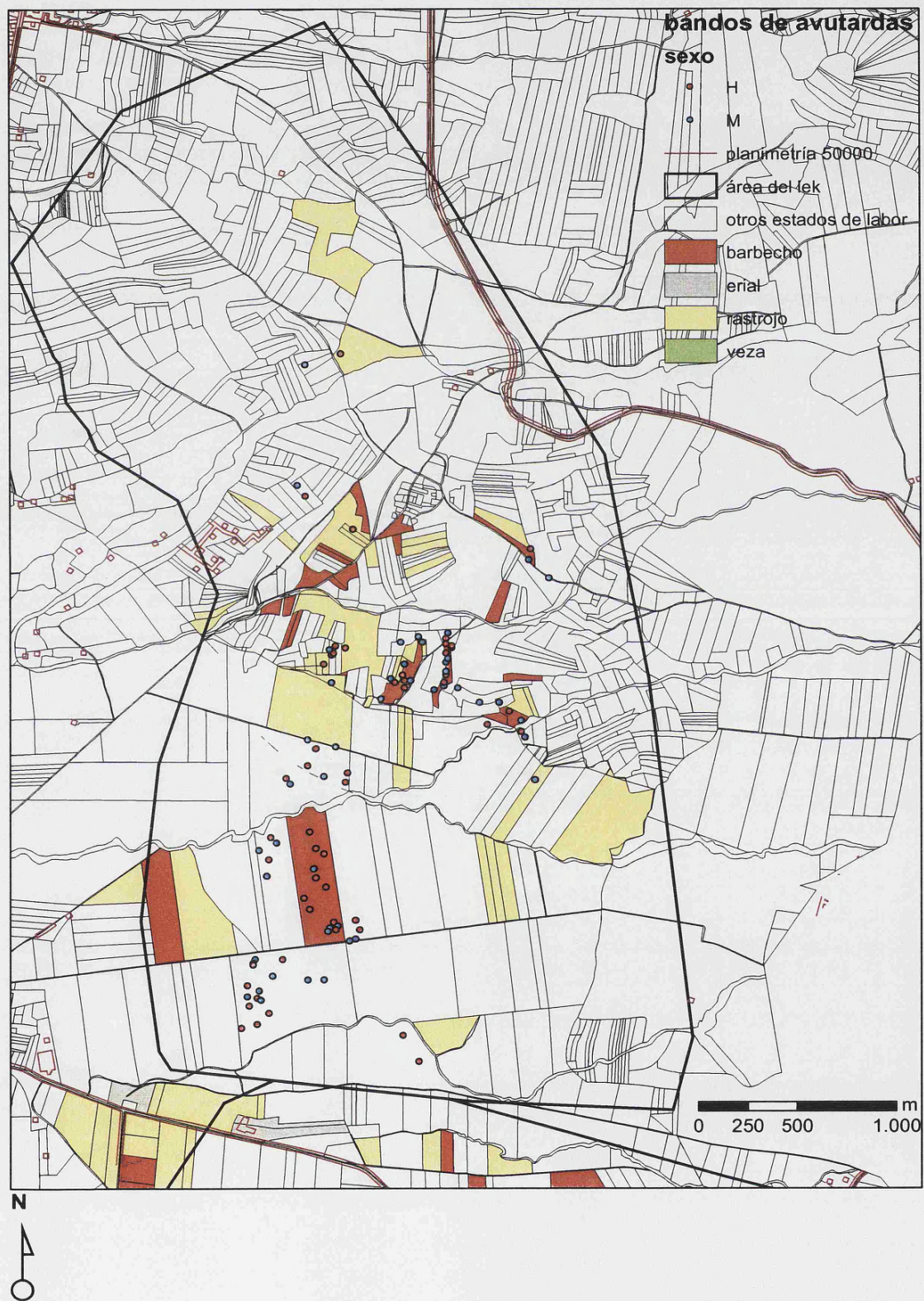
Apéndice 1.10

Distribución de los bandos de avutardas en el lek Talamanca-Valdetorres el 15 de abril de 1998 tras la explosión del lek, en relación con la distribución de barbechos (parcelas rojas), rastros (amarillos), vezas (verdes), eriales (grises) y resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras; sin colorear). Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

En este lek distinguimos tres sectores: Llanos de Talamanca, que comprenden el tercio Norte, Campo Albillo, la zona central del lek, y Buitrera, pequeño sector al Sur del camino que parte de Valdetorres (población al Suroeste del lek) y cruza de Oeste a Este. La distribución de las avutardas a lo largo de abril se resume a continuación:

3-15 abril: dos zonas de agregación principales, una localizada entre los arroyos Tortuela y Valtorón, en el sector central (Campo Albillo) en varios barbechos del mismo, y otra en torno al gran barbecho al Norte del camino que limita Campo Albillo con Buitrera. Los machos más periféricos de esas agregaciones en general están situados junto a grupos de hembras, aunque las parcelas concretas varían entre fechas.

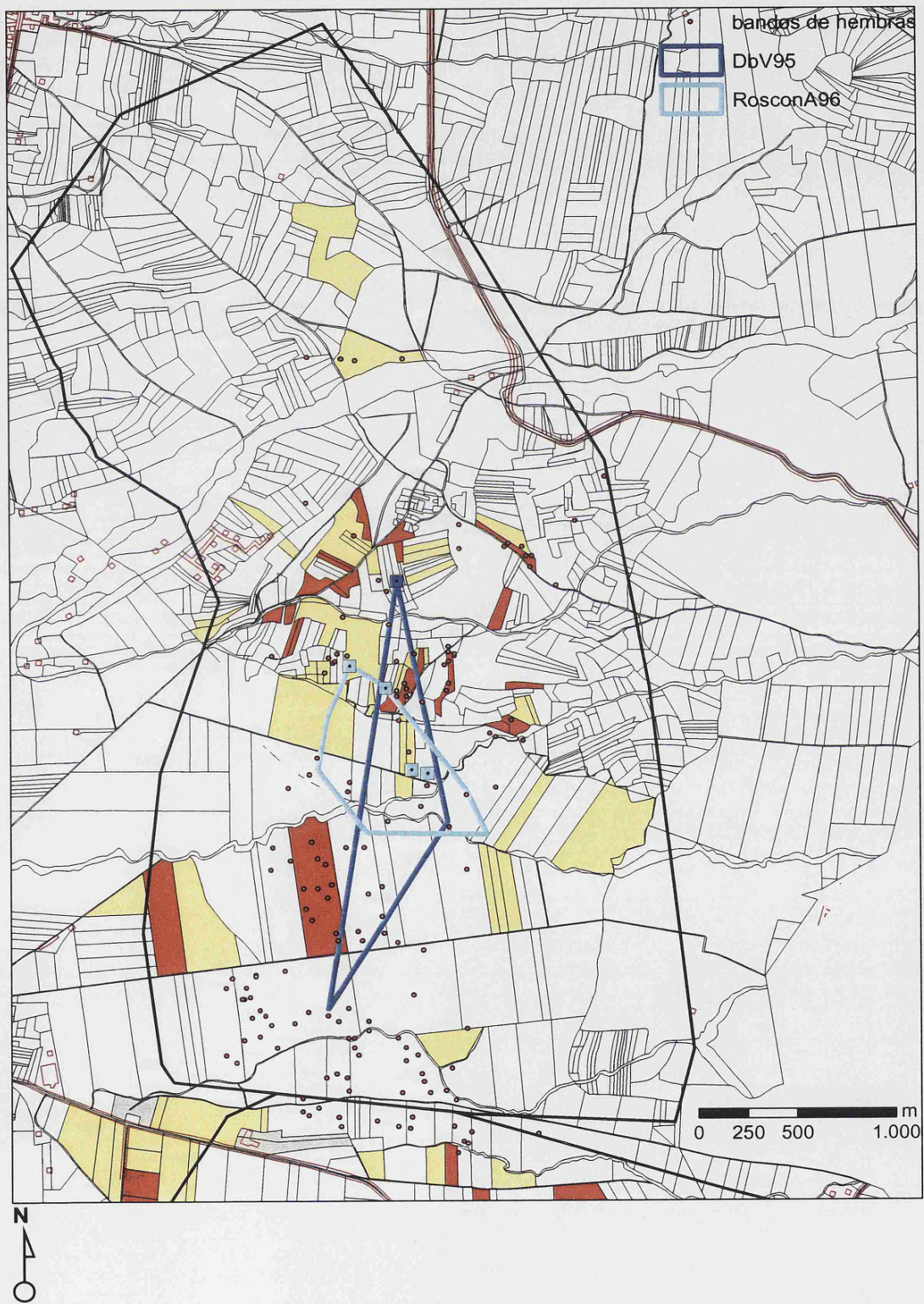
22-30 abril: en estas fechas están visibles menos de un 25% de las hembras que contábamos a comienzo de la temporada, prácticamente los mismos machos, muchos de ellos en mismas zonas que en primera mitad de abril, aunque ya sin hembras visibles; algunos machos solos en Llanos Talamanca.



Apéndice 1.11

Distribución acumulada de los bandos de hembras (puntos rojos) en el lek Talamanca - Valdetorres en abril de 1998 (4 muestreos del lek), parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastrojos, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras). Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados (ver comentarios para cada uno de ellos en Apéndice 1.21), polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

Distribución de hembras según lo descrito en mapa anterior, con bastante uso de Buitrera, además del sector central Campo Albillo.



Apéndice 1.12

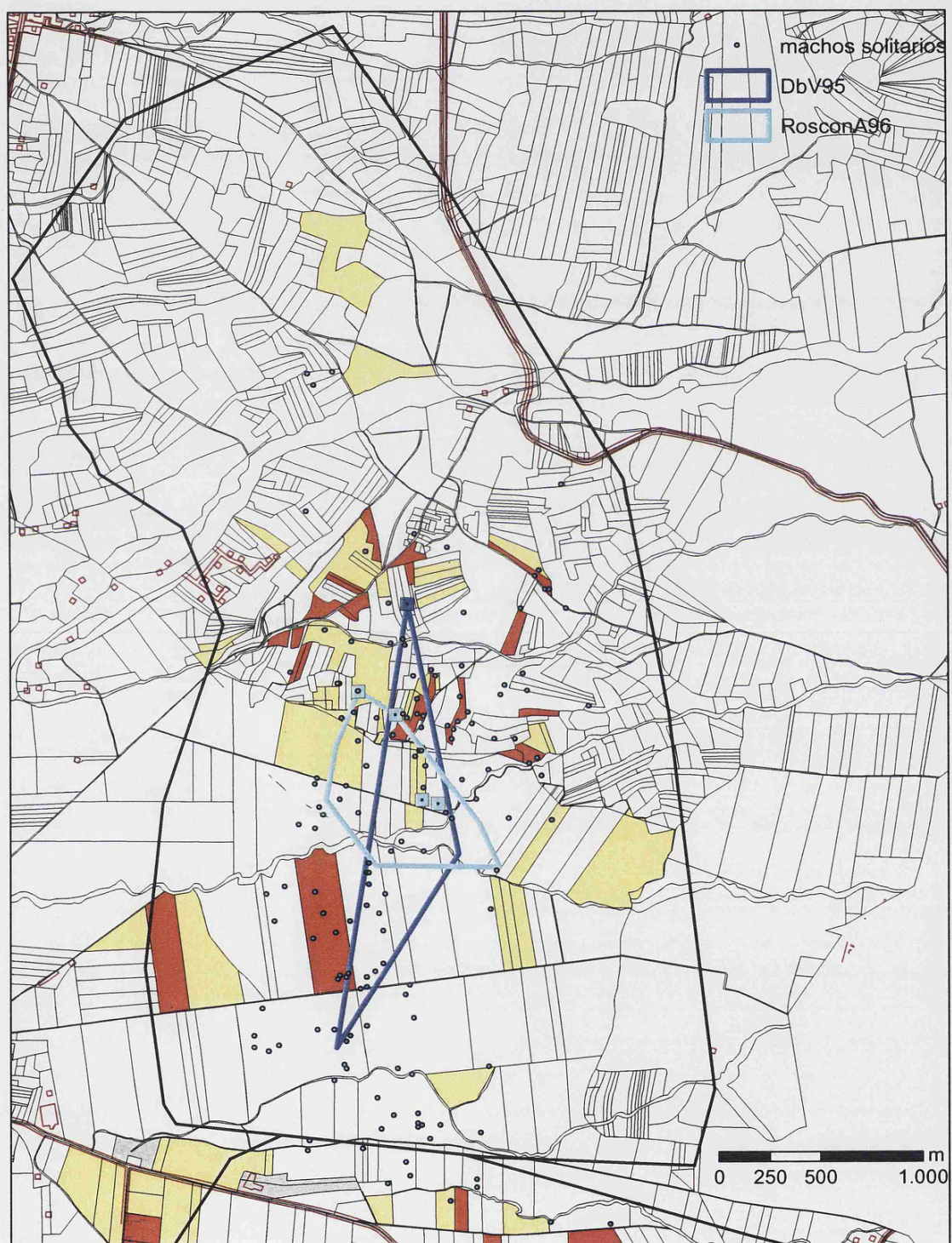
Distribución acumulada de los machos solitarios (puntos azules) en el lek Talamanca - Valdetorres en abril de 1998 (4 muestreos del lek) parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastrojos, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras). Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados, polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek

Distribución de machos solitarios muy similar a la de las hembras del mapa anterior: sobre todo en Campo Albillo y Buitrera, muchos menos en Llanos de Talamanca.

Zonas de exhibición utilizadas en abril de 1998 por cada uno de los machos marcados en el lek Talamanca-Valdetorres; los cuadrados señalan las localizaciones de interacciones agresivas con otros machos, durante dicho periodo de exhibición en solitario.

El macho RosconA96 solitario ya desde el 30 de marzo, desplaza a varios machos a primeros de abril, en presencia de hembras cercanas, con las que intenta copular, pero también pasa cerca de otros machos solos con hembras, sin interacción con ellos. Interrumpe alguna cópula, pero al menos en un caso no lo logra, el otro macho lo repele sin agresión. Menos activo en la segunda mitad de abril, en la que comparte espacio con varios machos solitarios, sin apenas interacciones con ellos, y en presencia de hembras cerca.

El macho DbV95 es aún inmaduro (3 años), permanece en bando la mayor parte del mes, solitario el 20-22 abril.



N
4
0

Apéndice 1.13

Distribución de los bandos de avutardas en el lek Talamanca-Valdetorres el 19 de abril de 1999 tras la explosión del lek, en relación con la distribución de barbechos (parcelas rojas), rastros (amarillos), vezas (verdes), eriales (grises) y resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras; sin colorear). Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

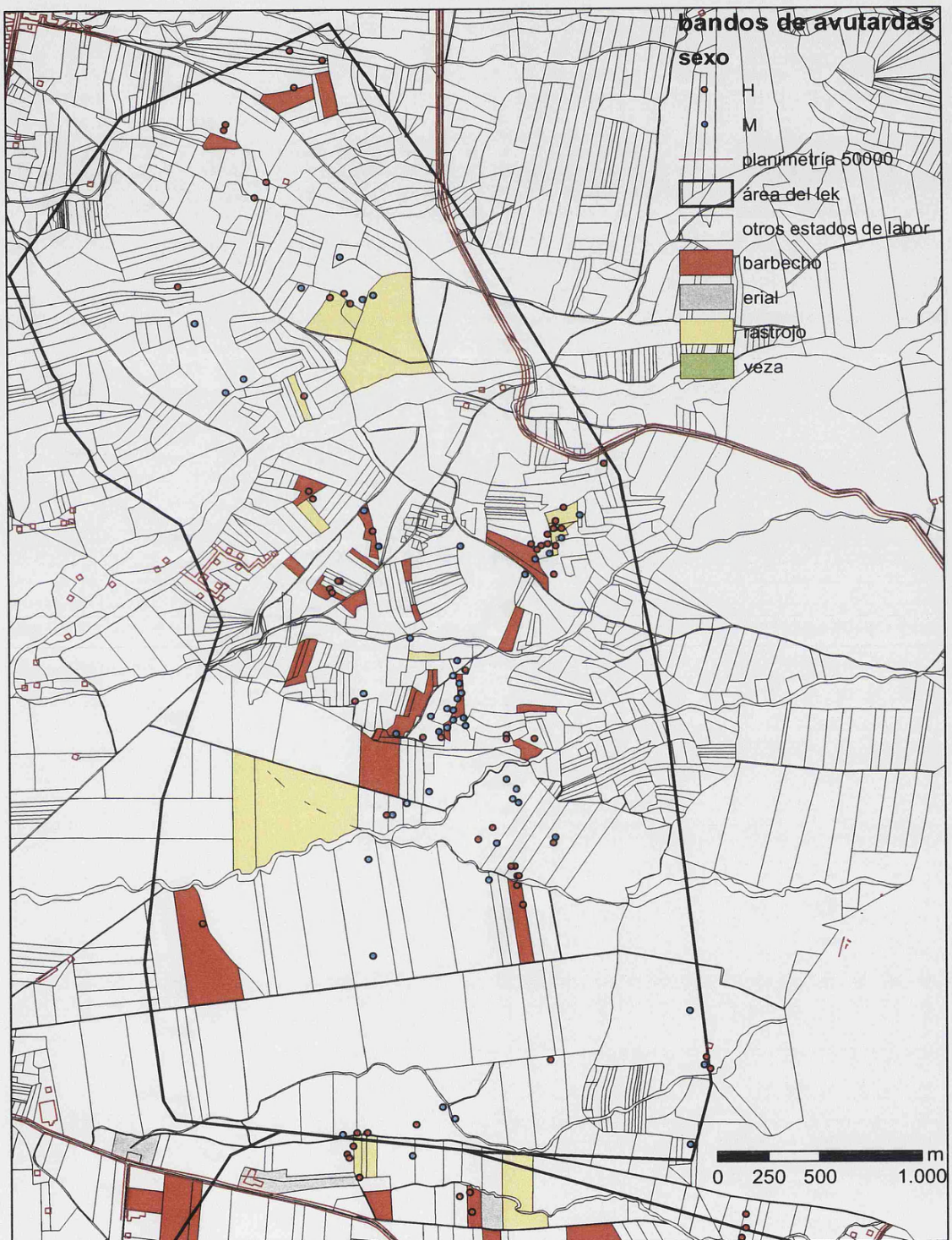
Distribución similar a la del año anterior, con dos agregaciones importantes: una en torno al barbecho situado entre los dos arroyos en zona central del sector de Campo Albillo, y otra 1 Km. a Noreste, al Sur de la curva de la carretera. Menos aves en Buitrera y más en Llanos de Talamanca respecto al año anterior. La distribución de las avutardas en la última semana del mes de marzo y a lo largo del mes de abril se resume a continuación:

26 marzo: cuando los machos aún están en bando en la zona Noreste de Campo Albillo, unas 60 hembras comen ya en un gran rastrojo situado en la zona central de ese sector Campo Albillo, con sólo 3 machos solitarios cerca.

30 marzo-7 abril: la mayoría de machos están aún en bando, se forman más agregaciones de hembras en torno a los barbechos situados junto al camino, entre Campo Albillo y Buitrera.

12-19 abril: máxima dispersión, con avutardas ya en Llanos de Talamanca; en la zona central de Campo Albillo, agregación de machos solitarios en torno a barbechos, sin apenas hembras, aparentemente de no mucha edad (varios marcados de 2-4 años).

23 abril: ya menos machos solos (13 en total).



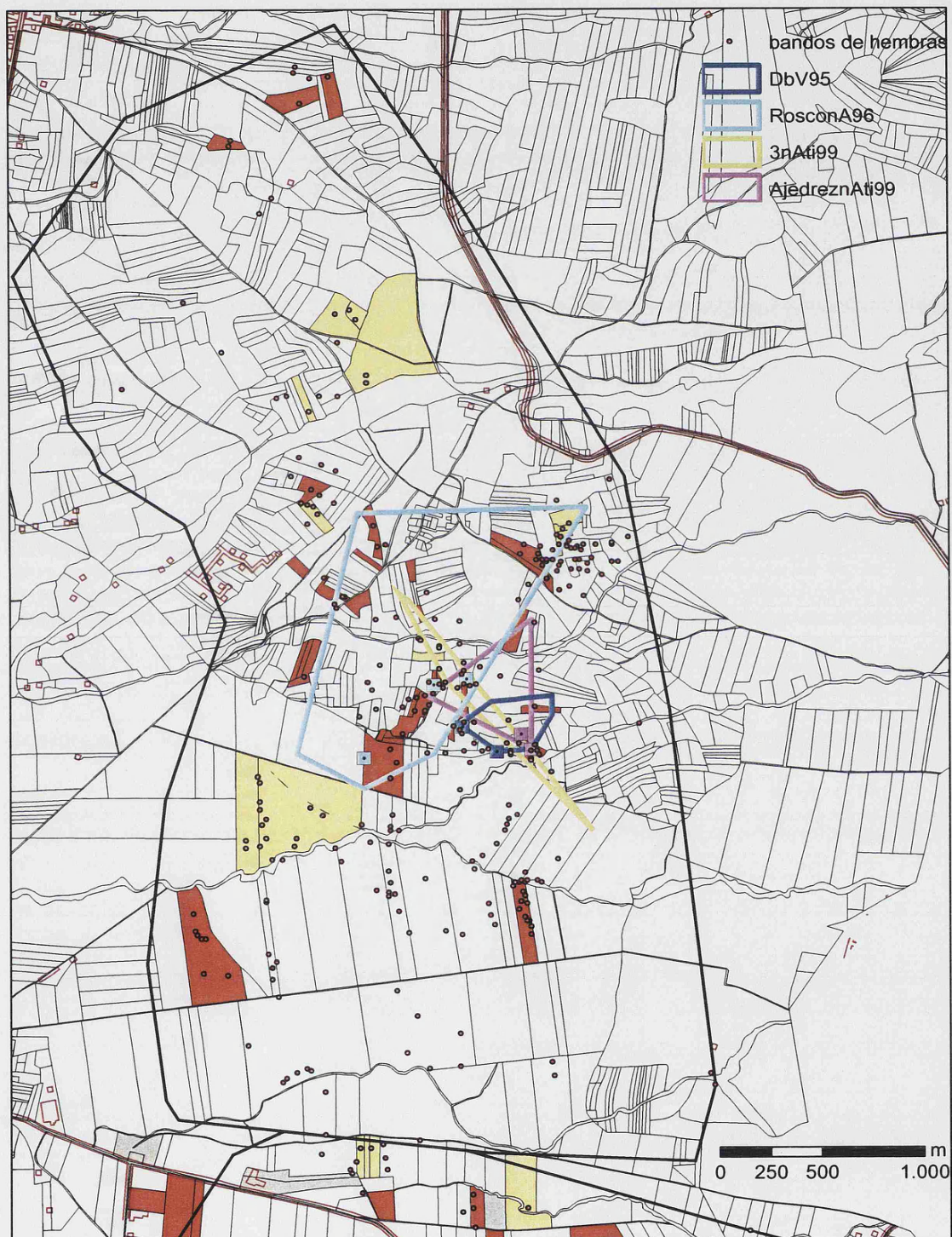
N

A simple north arrow pointing upwards, with the letter 'N' above it.

Apéndice 1.14

Distribución acumulada de los bandos de hembras (puntos rojos) en el lek Talamanca-Vaidetorres en abril de 1999 (9 muestreos del lek) parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastrojos, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras). Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados, (ver comentarios para cada uno de ellos en Apéndice 1.24), polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

Hembras en varias agregaciones sobre barbechos y un gran rastrojo en el sector de Campo Albillo, con menor ocupación de Llanos de Talamanca y Buitrera.



Apéndice 1.15

Distribución acumulada de los machos solitarios (puntos azules) en el lek Talamanca-Valdetorres en abril de 1999 (9 muestreos del lek) parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastrojos, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras). Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados, polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek

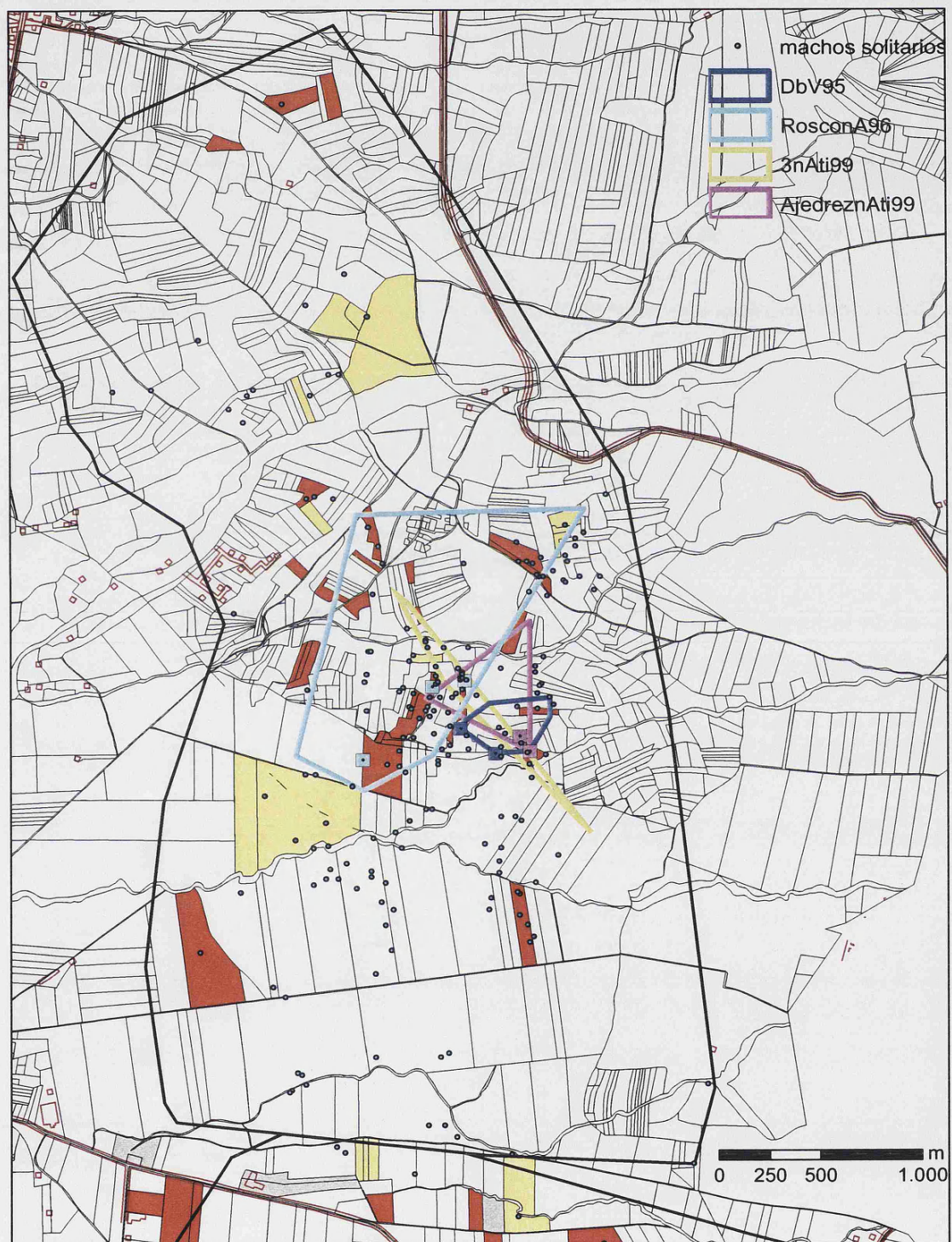
El patrón de distribución de los machos solitarios fue similar al de los bandos de hembras.

Zonas de exhibición utilizadas en abril de 1999 por cada uno de los machos marcados en el lek Talamanca-Valdetorres; los cuadrados señalan las localizaciones de interacciones agresivas con otros machos, durante dicho periodo de exhibición en solitario.

Las zonas de exhibición de los 4 machos marcados solaparon bastante entre sí, y con la zona de máxima densidad de machos solitarios de Campo Albillo.

El macho RosconA96 volvió a utilizar la misma zona que el año anterior, aunque algo más desplazada hacia Norte. El 30 de marzo estaba en bando de 20, mostrándose como uno de los más dominantes y de mayor tamaño. Solitario desde primeros de abril, pasó cerca de otros machos sin interacciones; se le vio varios días con grupos de 5-8 hembras, con intentos de cópula, al Noreste de su zona habitual, de donde parece que fue desplazado, volando hacia Sur a su zona de más querencia; desplazó a alguno sin agresiones cerca de 2 hembras, solo con 1 hembra con la que intenta copular el 20 de abril, varios intentos claros más e interrupciones de cópula de otros machos en la segunda mitad del mes. El 12 de abril, a las 09:14 h, sin hembras cerca, intimidó a 2 machos que se acercaron, uno de ellos hasta una distancia de 2 m; él y el intruso se observaron lado con lado, con el cuello erguido y pico hacia arriba durante 2 minutos; luego el intruso se alejó. Este episodio podría interpretarse como una defensa de estatus o territorial, más que defensa de hembras (no había hembras cerca). Sin embargo, a las 09:20 h otro macho se acercó, hizo rueda a 20 m del RosconA96, que vigilaba sin interacción.

El macho DbV95 siguió en bando hasta el 20 de abril, con frecuentes interacciones típicas de inmaduros en bando en esas fechas; en el bando había otros inmaduros marcados, uno de ellos, de 3 años, fue uno de los más agredidos por todos los demás. Él DbV95 se comportaba como uno de los dominantes del grupo. El 21 de abril intentó cópula con 1 hembra, pero fue interrumpido por otro macho solitario. El 22 se le vio solo con 2 hembras en barbecho. Siguió bastante agresivo en el grupo con otros marcados de su misma edad, algunos también igualmente agresivos, a finales de abril, en la zona central de Campo Albillo. El comportamiento de estos machos, incluyendo al DbV95, fue el típico de establecimiento de jerarquías en el bando de inmaduros y adultos de corta edad.



Apéndice 1.16

Distribución de los bandos de avutardas en el lek Camarma el 14 de abril de 2000 tras la explosión del lek, en relación con la distribución de barbechos (parcelas rojas), rastros (amarillos), vezas (verdes), eriales (grises) y resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras; sin colorear). Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

Este año, en el que la gran veza del Colegio se sembró junto a la carretera, su uso fue menor (en los años pares, la veza se usó siempre menos que en los impares, por encontrarse junto a la carretera). Las avutardas se distribuyeron en esta fecha (14 de abril), y ya desde una semana antes (7 abril) principalmente en dos pequeños barbechos cerca del límite Sur del sector Colegio, con algunas en el sector Practicante (7-14 abril: 3 machos solitarios con 35-50 hembras).

25-27 abril: Colegio: varios machos solos, grupo de 10-18 machos incluyendo algunos inmaduros y 25 hembras; Practicante: 12 machos solitario separados 1 Km., uno con 10-15 hembras, otro con 9 hembras; sector intermedio: 2-5 hembras en labrado, sin machos.



N
4
0

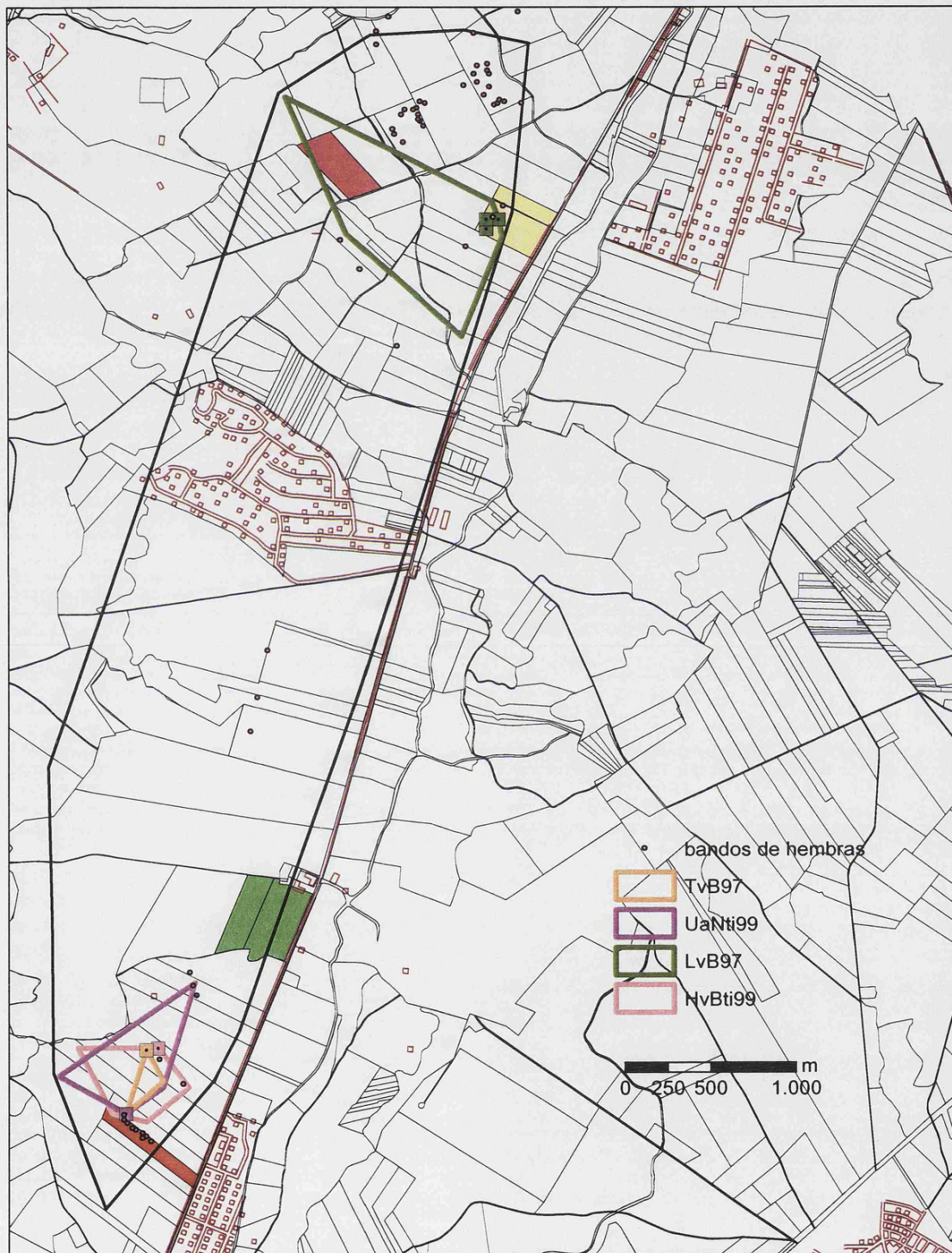
Apéndice 1.17

Distribución acumulada de los bandos de hembras (puntos rojos) en el lek Camarma en abril de 2000 (3 muestreos del lek), parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastrojos, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras). Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados (ver comentarios para cada uno de ellos en Apéndice 1.42), polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

Sectores más ocupados este año: Colegio y Practicante, el sector intermedio apenas utilizado, por no tener rastrojos.

En el Colegio, según hemos comentado en el mapa de 14 de abril, la mayor agregación de avutardas se desplazó al Sur del Colegio, a dos barbechos. La veza apenas fue utilizada, seguramente por encontrarse demasiado cerca de la carretera.

En el Practicante hubo 2-3 machos solitarios con grupos de hembras en los lugares habituales: dos rastrojos junto a la carretera, y las parcelas situadas a 1 Km. al Noroeste de dichos rastrojos.



Apéndice 1.18

Distribución acumulada de los machos solitarios (puntos azules) en el lek Camarma en abril de 2000 (3 muestreos del lek), parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastros, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras). Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados, polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

La distribución de los machos fue similar a la de las hembras.

Zonas de exhibición utilizadas en abril de 2000 por cada uno de los machos marcados en el lek Camarma; los cuadrados señalan las localizaciones de interacciones agresivas con otros machos, durante dicho periodo de exhibición en solitario.

El macho LvB97 estuvo solitario en Practicante, en su zona habitual. Entre el 10 de abril y el 11 de mayo el LvB97 estuvo mayoritariamente en la misma parcela, aunque visitó otras alejadas hasta 1 Km., en la que se alimentaban un grupo de 10-20 hembras. Defendió el lugar frente a los pocos machos que se acercaron, estando otro macho solitario con hembras a 1-1.5 Km. de él. Una de las hembras, marcada, permaneció junto al LvB97 en la zona entre 14 y 27 de abril y fue vista en la misma en 2000 y 2002, nidificando a 1 Km. del lugar en 2000, aunque en 2001 estuvo en Serracines, varios Km. al Noroeste de la zona.

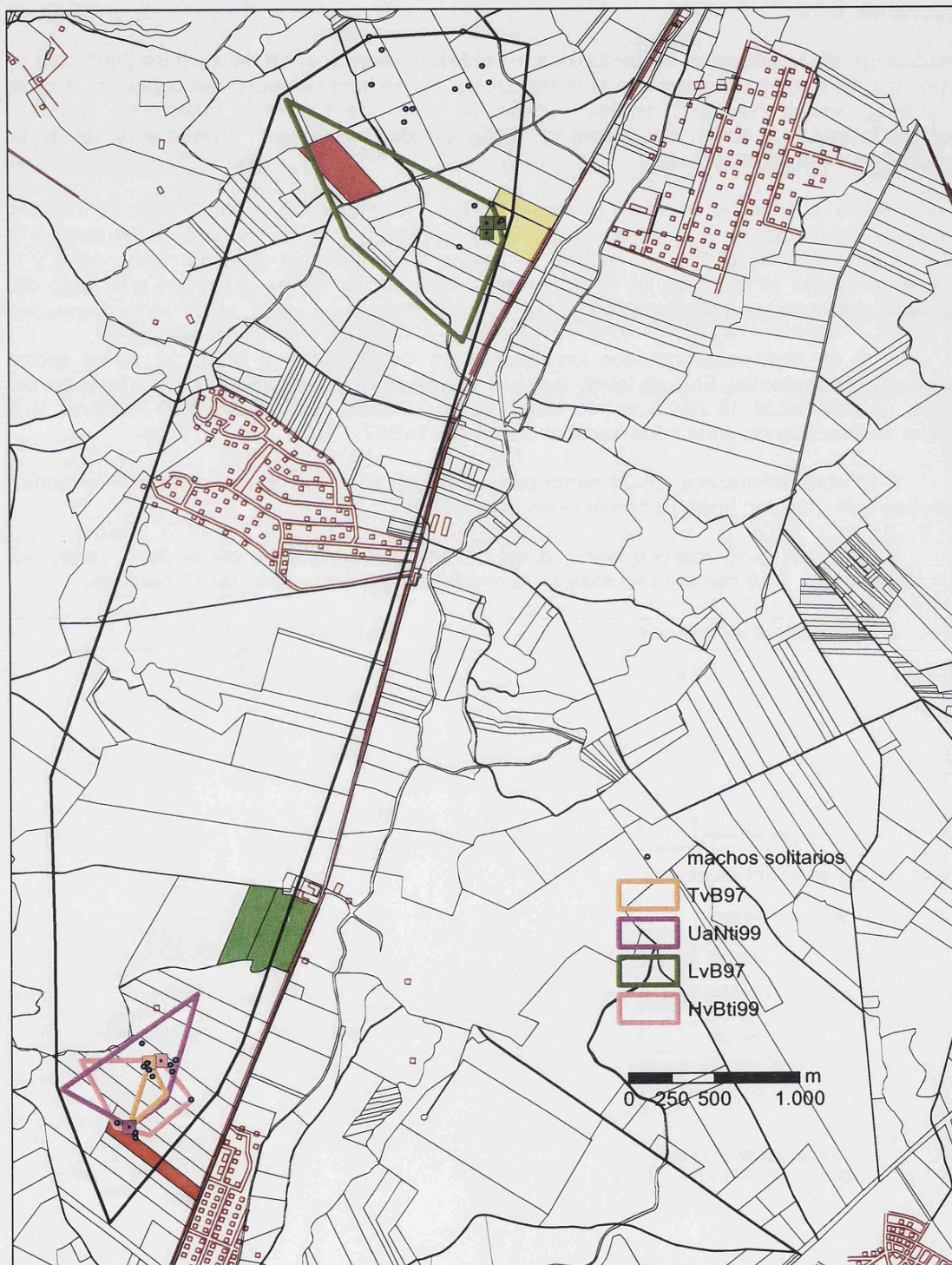
Observaciones concretas fueron: El 10 abril ya con 15 hembras. El 12 abril había otro macho a 100m, sin que se produjese interacción agresiva; 7 hembras cerca. El 14 abril, él y otros 2 machos solitarios, con grupos de hembras que sumaban >50; el LvB97, que estaba con 18 hembras en la misma parcela que otros días, y 4 hembras más en la parcela adyacente, se encontraban a 1 Km. de las avutardas más próximas, y a 1.5 Km. del macho solitario más cercano. El 17 de abril él solo con 5 hembras a 10m, otros 4 machos y 33 hembras a 400m; no se observaron agresiones entre ellos, sus zonas no solapaban; el LvB97 siguió a las 5 hembras durante toda la mañana, permaneciendo éstas junto a él, y sin acercarse a otros machos. 25 abril: intentó copular con hembras de un grupo de 15 (seguramente llegó a copular con varias sin ser visto) y expulsó a 2 machos inmaduros (2-4 años) y a un macho joven; estaba en su parcela habitual, ese año de rastrojo, aunque otros años fue barbecho; el macho más cercano, a 1 Km., con 9 hembras. 27 abril: seguía en misma parcela, a 500m de 5 hembras. 28 abril: misma parcela, con 11 hembras, y 3 machos inmaduros, a los que expulsó varias veces; frecuentaba la cima de un cerro; seguramente copuló ese día también (varios intentos de cópula). El 5 de mayo, con 2 hembras cerca, se le acercó otro adulto solitario, pero el LvB97 se dirigió hacia él en actitud dominante, alejándose el intruso. 11 mayo: localizado en la cima de un cerro en la misma parcela, 6 machos inmaduros a 300m. Se reúnen para comer, pero el LvB97 vuelve luego a la cima del cerro.

El macho HvBti99 ocupó la misma zona que el año anterior, aunque algo más desplazada hacia Sur, donde se encontraban las hembras. Estuvo solo, apartado del bando unos 200m en promedio, siempre con un grupo de hembras cerca, y en 2-3 parcelas todo el tiempo. No hubo interacciones agresivas con otros machos del bando, salvo una interrupción de cópula por parte de éstos. No se observó defensa territorial ni defensa de hembras por parte del HvBti99. Probablemente el estatus del HvBti99 era conocido por los demás machos, quienes en general no interfirieron en sus actividades de cortejo de hembras.

Observaciones concretas fueron: Ya solitario el 4 abril, se mostró recesivo frente a otro macho solitario que se acercó a 20m, sin agresión. 5 abril: sólo él y otro solitarios en la zona, cerca de 14 hembras; 3 hembras visitaron primero al no marcado, luego al HvBti99. 6 abril: solo con 12 hembras. 10 abril: agredió a otro solitario. 12-13 abril: solo con 3 hembras 2 parcelas al Norte —una de ellas marcada—, en la parcela que utilizó había ese día otro solitario con 18 hembras y el bando de 15 machos. 17,27,28 abril: solitario, cerca de hembras, no participa en interacciones (agresiones, carreras) de machos del grupo. 5 mayo: solo en misma zona. 16 mayo: intento de cópula con hembras —una de ellas la marcada de días anteriores—, interrumpido por bando de machos, que acaban integrándolo en su bando.

El macho UaNti99 ocupó también la misma zona que el año anterior, pero estuvo en bando con mayor frecuencia que el HvBti99, apartándose para visitar grupos de hembras de vez en cuando; solitario regularmente en la segunda mitad del mes, pero no tanto tiempo ni tan claramente con hembras como el HvBti99. Varios intentos de cópula.

El macho TvB97 (inmaduro que cumplía 3 años esa primavera) estuvo en bando de 12-17 incluyendo adultos e inmaduros, participó en escaramuzas, agresiones y carreras, muchas veces como líder, e interrumpió varias cópulas una de ellas del HvBti99.



N

Apéndice 1.19

Distribución de los bandos de avutardas en el lek Camarma el 16 de abril de 2001 tras la explosión del lek, en relación con la distribución de barbechos (parcelas rojas), rastros (amarillos), vezas (verdes), eriales (grises) y resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras; sin colorear). Polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

En esta fecha la principal agregación estuvo en torno a la gran veza del Colegio (6 machos solos con >20 hembras, 3 machos solos con 21 hembras), con 1 macho solitario junto a 7 hembras en barbecho al Sur; 2 machos solos con 6 hembras en el sector intermedio, y 3 machos solos con 10 hembras en Practicante. La distribución de las avutardas a lo largo del mes de abril se resume a continuación:

El 2 de abril estaban todos los machos en Colegio, con 6 hembras; en el sector intermedio, 11 hembras. El 6 de abril, machos agrupados y 1 solitario cerca de la veza del Colegio, donde había 15 hembras; 43 hembras en el sector intermedio; >30 hembras y 5 machos en Practicante, en la zona habitual del macho LvB97.

9-11 abril: 13 machos, 16-24 hembras en Colegio; 20-27 hembras en sector intermedio; 5 machos solitarios con unas 10 hembras en Practicante.

19-20 abril: 3-10 machos solos, 8 en bando, 20-35 hembras cerca de la veza, 1-2 machos solos con 2-18 hembras en sector intermedio y 3 machos solos con 13 hembras.

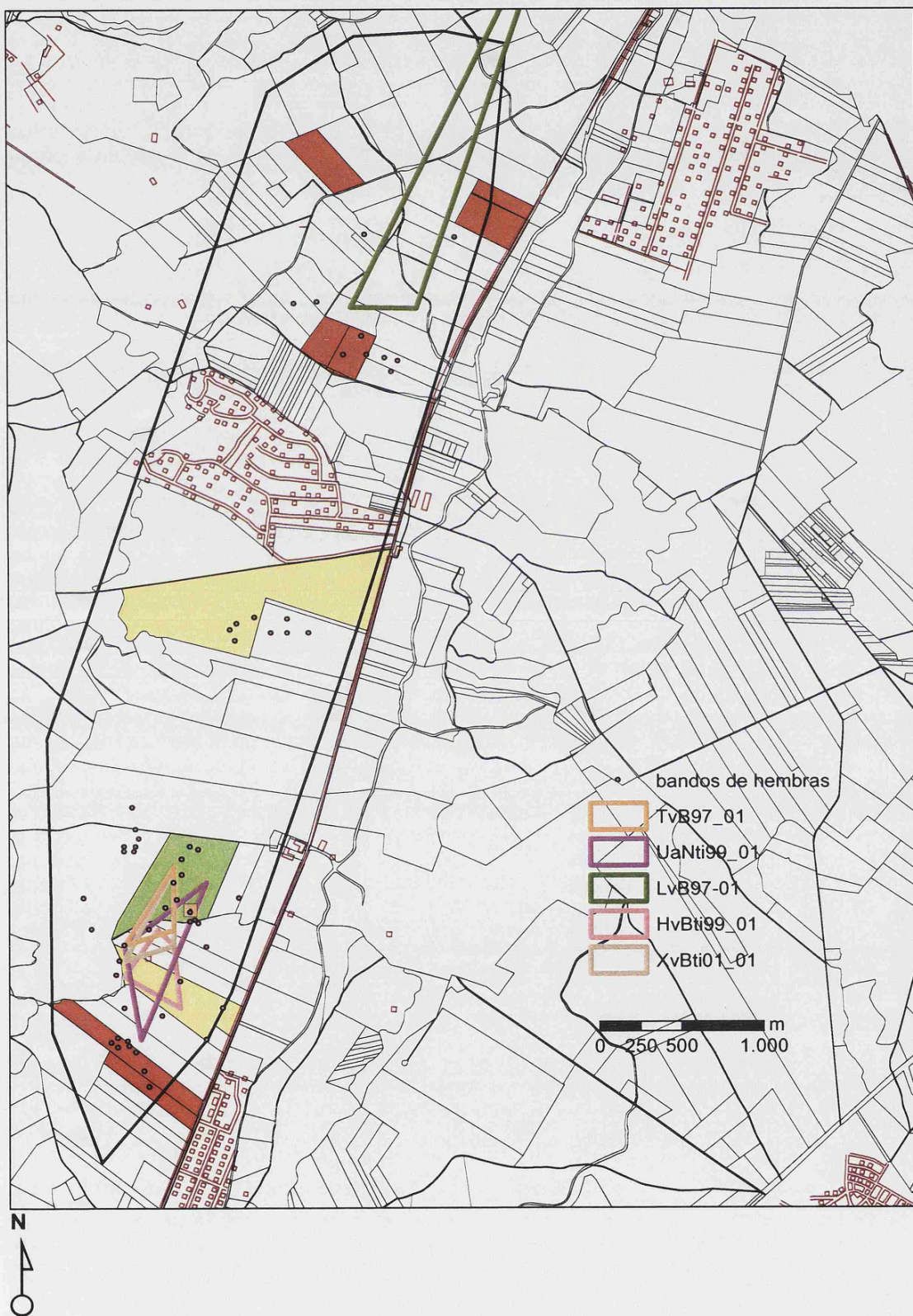


N
40

Apéndice 1.20

Distribución acumulada de los bandos de hembras (puntos rojos) en el lek Camarma en abril de 2001 (4 muestreos del lek), parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastrojos, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras). Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados (ver comentarios para cada uno de ellos en Apéndice 1.45), polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

En 2001, las hembras se distribuyeron entre los tres sectores, utilizando la veza del Colegio, más que los barbechos del límite Sur.



Apéndice 1.21

Distribución acumulada de los machos solitarios (puntos azules) en el lek Camarma en abril de 2001 (4 muestreos del lek), parcelas rojas = barbechos, amarillas = rastros, verdes = vezas, grises = eriales, sin colorear = resto de parcelas (siembras nacidas, parcelas labradas y otras). Polígonos coloreados = zonas de exhibición de los distintos machos marcados, polígono de trazo negro grueso = límite de la zona definida como área de lek.

Los machos ocuparon también los tres sectores.

Zonas de exhibición utilizadas en abril de 2001 por cada uno de los machos marcados en el lek Camarma; los cuadrados señalan las localizaciones de interacciones agresivas con otros machos, durante dicho periodo de exhibición en solitario.

El macho LvB97, que el 2 de abril estaba en bando de 16 machos en Colegio, fue visto en Practicante ya el 9 de abril. Este año hubo otros 2-4 machos solitarios en su zona, aunque en torno a 1 Km. al Sur de la zona habitual del LvB97, en otro barbecho con hembras. Sin embargo, este año el LvB97 no estuvo tan aquerenciado al barbecho de otros años, y parece que no defendió tan claramente un territorio, como aparentemente sucedió el año anterior.

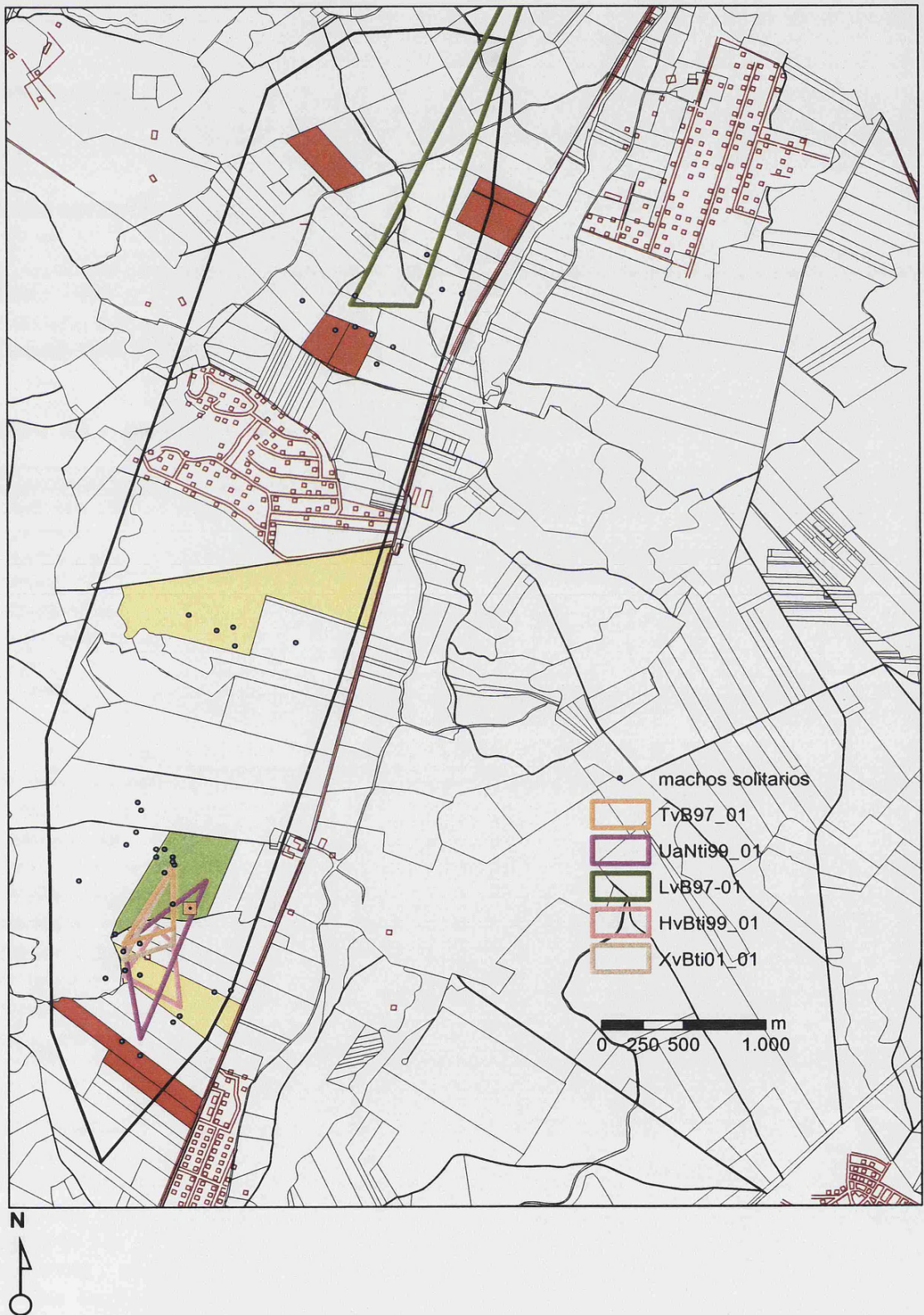
El macho HvBti99 repitió la zona de años anteriores. Estuvo solo desde el día 2 de abril. Intentó cópula con 6 hembras el 9 abril, con 12 hembras el 10 abril, en la misma parcela que en días anteriores, con la presencia de 2 machos solitarios a <100m. El día 16 acaba cortejando a 4 hembras de un grupo de 8, junto a otro macho solitario que estaba situado en un rastrojo cercano, la misma parcela que utilizó en el año 2000. Varios intentos de cópula. No hubo agresiones con otros machos cercanos, aunque cuando el HvBti99 hizo rueda, estuvo generalmente fuera de la vista de ellos. El 17 de abril: sigue solo con 1 hembra en la parcela situada junto a la del día anterior. Este macho mostró una clara preferencia por una zona concreta del sector Colegio, donde pasó largos periodos de tiempo exhibiéndose en solitario junto a pequeños grupos de hembras. En 1999 hubo agresiones con otros del grupo, quienes le interrumpieron intentos de cópula, intentando reintegrarle al grupo. Sin embargo, el HvBti99 fue de los machos que más tiempo estuvieron solitarios. Sin embargo, no se puede afirmar que defendiese inequívocamente su territorio, ya que mostró pocas interacciones agresivas con otros machos solitarios (1 a joven el 19 abril 1999, 1 a adulto solitario el 10 abril 2000, 1 a adulto solitario el 11 abril 2001). Tampoco pareció defender un harén de hembras, ya que ni la cantidad variable de éstas, ni la presencia irregular de algunas marcadas apoyan que así fuese. Más bien se puede decir que permaneció aquerenciado a una zona más o menos concreta, pero sin defensa exclusiva de la misma, y que en esa zona tuvo un éxito de cópula elevado -copuló con varias hembras cercanas-, gracias a que, probablemente, su estatus era conocido y respetado por los demás machos.

El macho UaNti99 ocupó la misma zona que otros años, aunque permaneció mucho más tiempo en bando que solitario.

Los machos HvBti99 y UaNti99 repitieron zona de exhibición este año, y en años siguientes, hasta al menos el año 2006.

El macho TvB97 estuvo en bando, igual que el XvBti01.

El macho TvB97 estuvo en 2002 pocos días solitario al Oeste de la veza del Colegio, zona en la que se estableció como solitario en años posteriores (2003-2006).



Apéndice 2

Ciclo agrícola anual

Entre 1998 y 2003 se muestrearon repetidamente un número medio de 825 parcelas cada año durante la estación reproductiva, en los meses de marzo y abril. El porcentaje de cada tipo de terreno en el área de estudio se muestra en la Tabla A.8.1.

Tabla A.8.1. Distribución de los tipos de terreno en el área de estudio

Tipo de terreno	Superficie (%)
Siembra	48.28
Labrado	36.45
Barbecho	2.51
Pasto	0.88
Otros útiles	5.85
Infraestructuras	6.04
Total	100.00

El estado de labor de las parcelas en esta zona es bianual, por lo que el uso de las parcelas cambió entre superficies sembradas y superficies labradas cada año (Tabla A.8.2). A primeros del mes de julio las siembras son cosechadas y se convierten en rastrojos, que en la mayoría de las ocasiones son conservados sin roturar como mínimo hasta el mes de enero, como dictaminan las medidas agroambientales de la P.A.C (Política Agraria Común) europea. En función del régimen de lluvias de cada año, estos rastrojos pueden ser labrados ese mismo mes, o bien, si el año es seco, serán conservados hasta el mes de marzo, cuando las primeras lluvias primaverales favorecen el laboreo de las parcelas. Esto supone que los rastrojos representen un importante recurso alimentario durante las primeras semanas de vida de los pollos, aunque no estable a largo plazo –varios años-.

Los rastrojos son labrados en un 98% de los casos, quedando únicamente algo más de un 2% sin labrar, generalmente por contratiempos ocurridos durante la época de laboreo. Los terrenos labrados son sembrados al año siguiente en un 88%, completando de esta forma el ciclo agrícola. En ocasiones algunos labrados no son sembrados, sino que dan lugar a los barbechos (3.54 %) o, de nuevo, son labrados y pasan el ciclo agrícola sin producir (9%). El 56 % de los barbechos permanecen inalterados al año siguiente y el 40 % de los barbechos entran nuevamente en el ciclo agrícola. Solo el 2 % de los barbechos se mantienen dos años o más sin ningún tipo de laboreo y se convierten en pastos utilizables por el ganado de la zona. El 80% de los pastos permanece inalterado año tras año. Un porcentaje pequeño de pastos (11%) son

labrados, integrándose nuevamente en el ciclo, y una cantidad menor (9 %) es reciclada para terrenos útiles para la avutarda (olivares, viñedos, eriales).

La pérdida anual de hábitat para la Avutarda es pequeña, pero constante. Cualquier terreno agrícola o útil para la especie puede dejar de ser útil por construcción de infraestructuras. La superficie del área de estudio que no retorna nunca a la actividad agrícola, incrementó su abundancia en un 0,3 % cada año. Según nuestros datos, el hábitat disponible para las Avutardas -reproducción y alimentación- disminuyó durante el periodo de estudio (1998-2003) en un 1.6 %. Este valor es difícilmente extrapolable a otro intervalo de tiempo diferente, debido a las fuertes presiones para la construcción de infraestructuras y viviendas a las que está sometida la zona, lo que hace que la tasa de destrucción de hábitat no sea un fenómeno predecible a largo plazo. Teniendo en cuenta las precauciones descritas, una extrapolación a 50 años con el mismo ritmo de pérdida de hábitat implicaría la desaparición aproximada del 16 % del hábitat potencialmente útil para la avutarda.

Tabla A.8.2. Porcentaje medio de cambios de labor en las parcelas visitadas anualmente de 1998-2003

Estado de los terrenos 1998-2003	Siembra	Labrado	Barbecho	Pasto	Otros útiles	Infraestructuras
Siembra	-	97.79	2.11	-	0.09	0.04
Labrado	87.63	8.56	3.54	-	0.27	-
Barbecho	-	39.56	55.52	1.88	2.01	1.02
Pasto	-	10.90	-	80.05	9.05	-
Otros útiles	-	3.11	3.82	-	90.02	3.05
Infraestructuras	-	-	-	-	-	100.00

Apéndice 3

Distancia al nido en función de los días transcurridos desde la eclosión

Mediante radiotelemetría de las hembras cuyas puestas eclosionaron se registró la distancia de alejamiento al nido durante las primeras semanas después de la eclosión (datos propios no publicados, Figura A-8.1). La distancia del alejamiento se incrementó de manera sigmoidea (Fig. A-8.1, línea negra). El punto de inflexión de este incremento muestra que la máxima velocidad de alejamiento del nido se produjo a los 33 días de la eclosión y que la distancia media recorrida en ese tiempo fue 0.5 km. Nótese la escala logarítmica del eje vertical.

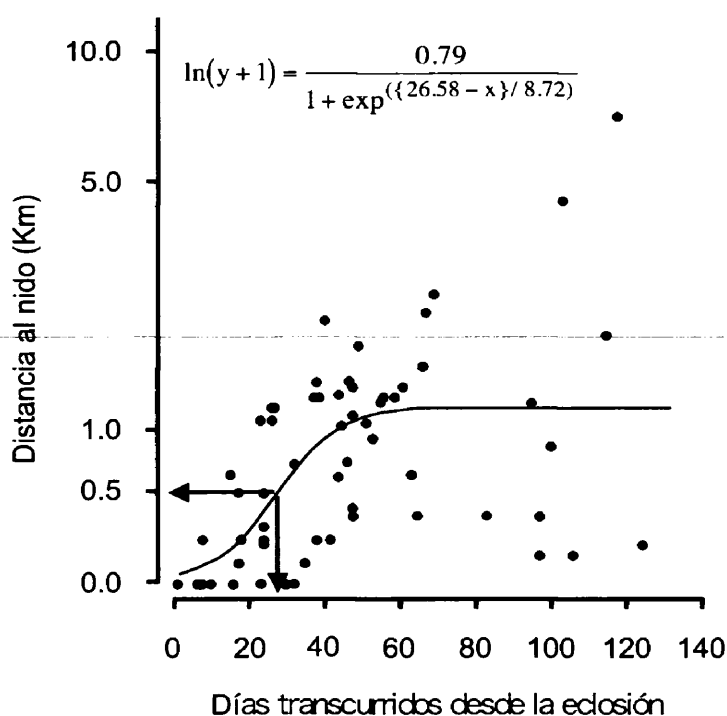


Figura A 8.1 Distancia al nido en función de los días transcurridos desde la eclosión